ИЗВЕСТИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1937

I. Краткий обзор современного состояния отношения онтогенеза и филогенеза

Основною задачею проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза является установление общих закономерностей онтогенеза на основании изучения индивидуального развития в его последовательном течении от первичного зачатка к взрослому организму и сопоставление этих закономерностей с теми закономерностями, по которым идет преобразование организмов в историческом процессе эволюционного развития.

Наиболее общею закономерностью, встречаемой при сравнительном анализе индивидуального развития ряда форм, является закономерность повторения — рекапитуляции в последовательном ряду стадий индивидуального развития ряда признаков, не свойственных взрослому организму данного вида, но присущих другим организмам, стоящим в эволюционном ряду на более низких ступенях развития.

Обычно проблему онтогенез-филогенез связывают с основным биогенетическим законом Геккеля. Однако это не вполне правильно. Идея параллелизма между стадиями разбития отдельного организма, в их последовательном превращении от простого зачатка до состояния сложного организма, и рядом взрослых форм, поставленных в систематическом порядке от низших форм к высшим,— проблема старая, возникшая еще в до-эволюционный период, как отражение идеи лестницы существ природы (Боннэ, Бюффон и др.) в эмбриологии (Меккель, 1811; Кильмейер, Агассис и др.). К. фон-Бэр (1828) в своих законах о постепенном развитии признаков зародыша от общих к частным оспаривал эту идею параллельного повторения (рекапитуляции) взрослых низших форм в зародышах высших. Но лишь эволюционное учение объяснило сущность рекапитуляции и дало этой идее параллелизма теоретическое обоснование.

Согласно эволюционной теории параллелизм в строении ряда зародышей развивающегося организма со строением ряда современных взрослых нижестоящих животных того же типа стал доказательством постепенного трансформизма существ в их историческом развитии (Ч. Дарвин, Ф. Мюллер). Э. Геккель формулировал это в виде так называемого основного биогенетического закона, поставившего эмбриологию одним из трех методов филогенетического исследования.

Установленный Э. Геккелем тройной метод изучения филогенетического развития (сравнительная анатомия, палеонтология и эмбриология на базе биогенетического закона, как закона рекапитуляции палингенетических признаков) сыграл громадную роль

в развитии эволюционного учения и явился основным методом морфологического исследования в биологии во второй половине XIX столетия. Повторение в онтогенезе высших форм признаков их предков является непосредственным следствием эволюционного развития, фиксированным в онтогенезе наследственностью.

В тесной внутренней связи истории зародыша и поколения Геккель усматривает одно из неопровержимых доказательств теории изменчивости видов. Никто не в силах понять эти явления, оставив без внимания законы наследственности и приспособления; только эти последние могут объснить их («Естественная история миротворения», ч. 1, стр. 232).

Таким образом Э. Геккель обоснованием биогенетического закона, как закона рекапитуляции, укрепил базу эволюционного учения[1].

---

[1] Интересно отметить, что повторение общих закономерностей развития отдельных понятий и в истории было отмечено, как основной принцип развития еще Гегелем в его лекциях по истории философии.

(Гегель, Лекции по истории философии, Соч., т. IX, стр. 33). «Философия, таким образом, есть развивающаяся система, а таковая также история философии; это тот основной пункт, то основное понятие, которое выяснит вам даваемое мною изложение этой истории».

Стр. 34. «Я утверждаю, что последовательность систем философии в истории та же самая, что и последовательность в выведении логических определений идей. Я утверждаю, что, если мы освободим основные понятия, выступившие в истории философских систем, от всего того, что относится к их внешней форме, к их применению в частных случаях и т. п., если возьмем их в чистом виде, то мы получим различные ступени определения самой идеи в ее логическом понятии. Если, наоборот, мы возьмем логическое поступательное движение само по себе, мы найдем в нем поступательное движение исторических явлений в их главных моментах; нужно только, конечно, уметь распознавать эти чистые понятия в содержании исторической формы. Можно было бы думать, что порядок философии в ступенях идеи отличен от того порядка, в котором эти понятия произошли во времени. Однако, в общем и целом, этот порядок одинаков. Разумеется, что, с другой стороны, последовательность, как временная последовательность истории, все же отличается от последовательности в порядке понятий».

Ф. Энгельс подчеркивает это в «Диалектике природы». «Развитие, например, какого-нибудь понятия или отношения (положительное и отрицательное, причина и действие, субстанция и акциденция) в истории мышления относится к развитию его в голове отдельного диалектика, как развитие какого-нибудь организма в палеонтологии — к развитию его в эмбриологии (или, скорее, в истории и в отдельном зародыше). Что это так, было впервые открыто Гегелем для понятий. В историческом развитии случайность играет свою роль, которая в диалектическом мышлении, как и в развитии зародыша, выражается в необходимости» (Энгельс, Диалектика природы, стр. 112).

Последними словами Ф. Энгельс дает диалектическое обоснование явлению рекапитуляции. Случайность в историческом развитии является фактором, созидающим новые признаки в развитии зародыша. Эта случайность, фиксированная наследственностью, становится необходимостью.

Однако Э. Геккель подошел к проблеме отношения онтогенеза к филогенезу слишком односторонне. В его понимании онтогенез есть механическое отражение филогенеза. Процесс видообразования, т. е. процесс развития новых признаков в историческом развитии, происходит, по Геккелю, у взрослых животных путем приспособления их органов к окружающей среде, и затем, закрепленные наследственностью, эти новые признаки переходят в онтогенез новых поколений. Поэтому все эмбриональные процессы он разделяет на две категории: 1) палингенетические (древнегенетические документы) процессы, повторяющие последовательный ряд признаков предков и являющиеся документами исторического развития, и 2) ценогенетические (новогенетические изменения), как новообразования приспособительного характера в жизни зародыша, нарушающие ряд рекапитуляций палингенетических признаков и не отражающиеся на строении взрослых форм.

К этой последней категории Э. Геккель относит прежде всего различные эмбриональные приспособления, как новообразования, появившиеся у зародышей, но не сохранившиеся у взрослых животных. Сюда же, с другой стороны, он относит различные нарушения самого хода эмбрионального процесса в виде гетерохроний (нарушение хода развития во времени) и гетеротопий (нарушение местоположения закладок).

Дальнейшее развитие филогенетического исследования показало, что подобное понимание соотношения онтогенеза и филогенеза односторонне и не полно.

Онтогенез не только повторяет в себе предшествующую историю вида, но, со своей стороны, может влиять на эволюцию взрослых форм. Попытки найти в онтогенезе ряд рекапитуляций филогенетических процессов в их механической последовательности не увенчались полным успехом.

Еще Ф. Мюллер (1864), разбирая значение эмбриологии для эволюционного процесса, в своей книге «За Дарвина» обратил внимание на значение изменений хода онтогенетического развития на филогенез животных, что не было учтено Э. Геккелем при установлении биогенетического закона[1].

Застой морфологической мысли, которым характеризуются до настоящего времени многие морфологические работы как в СССР,

---

[1] Ф. Мюллер, За Дарвина, 1864. (Перевод И. Ежикова, стр. 87, 1932).

«Таким образом потомство достигает нового предельного состояния или уклоняясь рано или поздно в сторону от пути развития, ведущего к приобретению родительской формы, или выполняет данный путь без уклонения в сторону, с тем, чтобы, не останавливаясь на состоянии родителя, пройти потом дальше.

так и в Западной Европе, явился следствием недоучета эмбриональных процессов, вызывающих отклонения в развитии, приводящих к образованию новых признаков у потомков и нарушающих явление рекапитуляции палингенетических признаков.

Этот важный процесс эмбрионального развития оставался в забвении, пока на него не обратил внимания А. Н. Северцов своим учением о филэмбриогенезах.

Развивая идеи Ф. Мюллера, А. Н. Северцов (1910, 1912, 1927, 1931) установил, кроме палингенезов и ценогенезов, новую категорию эмбриональных процессов филэмбриогенезов, как эмбриональных изменений, нарушающих ход развития палингенетических признаков предка, которые, в отличие от ценогенезов, сохраняются во взрослом состоянии новых поколений в качестве новых признаков потомков. К этой точке зрения примкнули и самостоятельно в дальнейшем развивали ряд других авторов: Седжвик (1909), А. Нэф (1919), Гарстанг (1922), В. Франц (1927—1931), де-Беер (1927—1931) и др.

Теория филэмбриогенезов в новом свете представила идею взаимосвязи онтогенеза и филогенеза. Онтогенез является не только механическим отражением филогенеза, сохраняя в ряде стадий развития этапы прошлой истории, онтогенез в то же время становится процессом, созидающим филогенез.

Явление рекапитуляции признаков играет важную роль в процессе онтогенеза. Развитие повторяет ряд ступеней предшествующей истории, но повторяет их не механически, а в новом, преобразованном виде, на новом этапе. Это происходит потому, что в онтогенезе новых поколений весьма часто происходят изменения в величине, форме, положении и времени закладки органов. При этом важно отметить, что эти новые наследственные изменения в организации могут появляться на самых различных стадиях развития органов, начиная от его первичного зачатка и кончая последними этапами его формообразования. Эти новые изменения видоизменяют ход развития, свойственный предшествующим поколениям, почему и рекапитуляция признаков предков в онтогенезе потомков оказывается нарушенной.

Указанное понимание отношения онтогенеза к филогенезу наи-

В первом случае история развития потомков будет совпадать с историей развития предков только до момента расхождения их путей, так что о строении предков во взрослом состоянии она нам не сообщает. Во втором случае потомки проходят все этапы развития предков, и, поскольку происхождение данного вида основывается на этом втором способе продвижения вперед, историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития».

более приближается к диалектическому пониманию развития, как его формулировал Ленин[1].

К настоящему времени теория филэмбриогенезов исследованиями советских, а также западно-европейских морфологов разработана довольно полно и установлен целый ряд закономерностей онтогенетического развития. А. Н. Северцов, А. Нэф, Гарстанг, В. Франц, де-Беер, Б. Матвеев, И. Ежиков, С. Лебедкин, С. Г. Крыжановский разобрали различные типы эмбриональных изменений, установили различные типы филэмбриогенезов и их влияние на процессы рекапитуляции признаков в онтогенезе.

Одна группа эмбриональных изменений названа положительными филэмбриогенезами; сюда относятся анаболии (изменения конечных стадий развития, новые добавления, надставки), девиации (изменения срединных стадий развития) и архаллаксисы (изменения начальных стадий эмбриогенеза). Все они характеризуются появлением новых изменений в онтогенезе новых поколений по сравнению с онтогенезом их предков.

В результате этих положительных филэмбриогенезов происходит преобразование эмбрионального развития и дифференциация строения органов новых поколений; таким путем формируются отличительные признаки в процессе расхождения признаков. При этом, в зависимости от степени отклонения от пути развития родительской формы, в онтогенезе сохраняются различные степени рекапитуляции: полные при анаболиях, частичные при девиациях (когда зародыш потомка сходен с зародышем предка, но не со взрослою формою), и совсем не происходит рекапитуляций при архаллаксисе.

Другая группа изменений получила название отрицательных филэмбриогенезов и характеризуется различными степенями выпа-

---

[1] (Ленин, Карл Маркс, Соч., т. XVIII, стр. 11—12).

«В наше время идея развития, эволюции, вошла почти всецело в общественное сознание, но иными путями, не через философию Гегеля. Однако эта идея в своей формулировке, которую дали Маркс и Энгельс, опираясь на Гегеля, гораздо более всесторонняя, гораздо богаче содержанием, чем ходячая идея эволюции. Развитие, как бы повторяющее пройденные уже ступени, но повторяющее их иначе, на более высокой базе («отрицание отрицания»), развитие, так сказать, по спирали, а не по прямой линии; — развитие скачкообразное, катастрофическое, революционное; — «перерывы постепенности»; превращение количества в качество; — внутренние импульсы к развитию, даваемые противоречием, столкновением различных сил и тенденций, действующих на данное тело или в пределах данного явления или внутри данного общества; — взаимозависимость и теснейшая неразрывная связь *всех* сторон каждого явления (при чем история открывает все новые и новые стороны), связь, дающая единый, закономерный мировой процесс движения, — таковы некоторые черты диалектики, как более содержательного (чем обычное) учения о развитии».

дения признаков, присущих предкам в онтогенезе современных форм.

Отрицательные филэмбриогенезы также приводят к изменению строения новых поколений, но только в этих случаях строение оказывается упрощенным по сравнению с родоначальными формами. Соответственно положительным филэмбриогенезам отрицательные изменения могут затрагивать конечные стадии развития; развитие останавливается, не доходя до конца, и конечные стадии выпадают; этот тип носит название отрицательных анаболий или абревиаций. Соответственно положительным девиациям имеются случаи выпадения срединных стадий развития, причем все развитие сокращается — тип акцелерации, либо происходит изменение начальной стадии развития путем уменьшения зачатка или выпадения начальных стадий — тип отрицательных архаллаксисов.

Процессы эмбриональных выпадений объясняют различные случаи так называемой неотении (А. Нэф, В. Франц, де-Беер, эпистазы Эймера, фетализации В. Болька), явления атавизма, а также различные типы редукции органов (А. Н. Северцов), т. е. различные случаи морфофизиологического регресса органов.

Этими процессами эмбрионального развития объясняют, как происходит морфофизиологический прогресс одних признаков наряду с морфофизиологическим регрессом других.

Подводя итоги всему вышеизложенному, мы видим, что в настоящее время проблема соотношения онтогенеза и филогенеза далеко ушла от установок биогенетического закона, данных Э. Геккелем. С одной стороны, мы вернулись к ранее высказанным представлениям Ж. Сент-Илера, Ф. Мюллера и К. фон-Бэра, указывающих на большое значение для формирования органов наследственных эмбриональных изменений, в то время как Э. Геккель использовал в своем биогенетическом законе только одну сторону взаимосвязи онтогенеза и филогенеза — рекапитуляцию признаков предка. С другой стороны, широко развернутый сравнительный метод эволюционной морфологии установил ряд новых закономерностей взаимодействия онтогенетического и исторического развития.

Можно сказать с полной определенностью, что историческое развитие форм в той или иной степени отражается в индивидуальном развитии — закон рекапитуляции признаков несомненен. Однако онтогенез не есть простое отражение филогенеза. Сложная цепь онтогенетического развития имеет свои собственные закономерности, и новые этапы филогенетического изменения в значительной степени обусловливаются возникновением наследственных изменений в онтогенезе.

Путем применения широкого сравнительного метода морфоло-

там удалось значительно расширить рамки изучения соотношения онтогенеза и филогенеза и установить целый ряд закономерностей онтогенетического развития, влияющих на филогенез органов. Однако более полно разработан только вопрос о типах филэмбриогенезов и рекапитуляций. Как перед морфологами, так особенно перед биологами других направлений остается еще неисчерпаемый круг неразрешенных вопросов. Некоторые из этих вопросов, поскольку это возможно сделать в краткой статье, будут затронуты в дальнейшем изложении, но только дружная исследовательская работа специалистов самых различных специальностей может дать дальнейшее разрешение проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза.

II. Задачи морфологии

В настоящее время, после установления вышеуказанных закономерностей онтогенетического развития, перед морфологами стоит задача разработки следующих вопросов: 1) проблема гомологии, 2) теория редукции, 3) гетерохронии, 4) закон корреляции, 5) ценогенезы, 6) постэмбриональные возрастные изменения. Особую группу составляют вопросы морфологии беспозвоночных животных.

1. Гомология. Проблема гомологии является основною в морфологии, начиная с самых первых этапов применения сравнительного метода к изучению строений организмов. Различные толкования понятия гомологии, встречаемые в литературе, чрезвычайно ярко отражают этапы, пройденные морфологией в ее историческом развитии.

На настоящем этапе морфологии понятие гомологии неразрывно связано с проблемою соотношения онтогенеза и филогенеза и также требует переработки с точки зрения современных установок.

В додарвиновский период под наименованием аналогии морфологических структур [Петрус Кампер (1778), В. Гёте (1784) и Ж. Сент-Илер (1807—1818)] обозначались общие органы, которые относятся друг к другу так, как соответствуют в геометрии разной величины треугольники. Оуен (1848) в своей теории архетипа уже расчленяет общие понятия соответствия на соответствие морфологически-равноценных органов, которое он называет гомологией, и соответствие функционально-равноценных органов, названное им аналогией. При установлении морфологического соответствия Оуен идет и еще далее и устанавливает различие между гомологией общей и гомологией сериальной. Однако в руках морфолога додарвиновского периода пока эта гомология носит чисто идеалистический характер (так называемое единство в строении органов толкуется, как единство плана творения живых существ высшим божеством). Морфологическая равноценность органов различных

животных определяется либо из понятия о типах строения в руках Ж. Кювье, Гёте и фон-Бэра, либо из понятия архетипа (Оуен). Таким образом, в этот период развития науки, формулировки понятия гомологии полностью отражают в себе статический период идеалистической морфологии того времени.

В руках эволюциониста общность в строении стала доказательством общности происхождения от единой родоначальной формы. В этот следующий исторический период морфологии определение гомологии всецело отражает в себе установки филогенетического направления. Э. Геккель в «Общей морфологии» (1866) определяет понятие гомологии и гомодинамии и подчеркивает, что истинную гомологию можно установить только между двумя частями, которые происходят от равных первичных зачатков. Отсюда дальнейшая разработка понятия гомологии была направлена в сторону углубленного изучения истории развития. Таким образом были установлены три основных критерия для определения гомологических органов: сходство плана строения, развитие из сходных зачатков, единство происхождения в течение эволюции. Широкий расцвет тройного метода морфологии, установленный Э. Геккелем, дал во второй половине XIX столетия громадное количество филогенетических работ. В последних накопился очень большой материал по установлению различных типов гомологических органов, в результате чего появилась необходимость привести различные случаи гомологии в систему. Наиболее характерным для этого периода является описание типов гомологии, данное Гегенбауром (1878). Он различает гомологию общую (гомотипия, гомодинамия и гомономия) и специальную, которая может быть полною и неполною. Неполная гомология характеризуется следующими изменениями: она может быть дефективная (упрощение организации), аугментативная (усложнение строения) и имитативная (подражательное сходство). Для данного этапа морфологии характерен метод исследования: подбор сравнительно-анатомических рядов органов взрослых животных от низших групп к высшим; в некоторых случаях проверка этих рядов данными индивидуального развития на базе биогенетического закона Геккеля, в других случаях — путем сопоставления с данными палеонтологии.

Однако односторонность биогенетического закона в формулировке Геккеля, односторонность его понимания взаимоотношения онтогенеза к филогенезу, приведшая к критике и отрицанию его метода исследования, нашла свое отражение и в учении о гомологии.

Еще Рей Ланкестером (1870), а затем далее Осборном (1898) под именем гомоплазии, гомоморфии (Фюрбрингер), гомойологии (Л. Плате) были описаны случаи нахождения сходственных

черт строения, появляющихся у родственных животных параллельно, но совершенно независимо друг от друга, под влиянием жизни в одинаковых условиях среды.

В связи с этим возникла критика понятия гомологии со стороны О. Гертвига (1893—1910), Ру (1892), Шпемана (1914), Моргана (1923—1936) и др., отрицающих достоверность филогенетических построений гомологичных родов органов при наличии возможности независимого развития сходственных черт в случаях гомоплазии.

По мнению экпериментальных эмбриологов, чтобы объяснить различие в строении, необходимо знать причину этого различия, которая может быть анализирована применением эксперимента.

Этот третий период морфологии, названный Шпеманом каузально-аналитическим, вызвал, с одной стороны, расцвет изучения закономерностей онтогенеза без его отношения к филогенезу в руках экспериментальной эмбриологии или механики развития, с другой — потребовал новой переоценки понятия гомологии, как основного понятия в морфологии.

Принимая во внимание, что понятие гомологии введено в науку еще в до-эволюционный период, целый ряд западно-европейских морфологов отказываются от критерия гомологии, как единства происхождения от общего предка, и в своих формулировках возвращаются к формулировкам Оуена гомологии, как единства плана или типа. Отсюда возникло направление идеалистической и типологической морфологии А. Нэфа (1919—1925), Якобсхагена (1927), К. Петера (1920, 1926), Зодерштрома (1925) и Фридриха (1927), приводящих в конце концов к отрицанию материалистического мировоззрения.

Таким образом в настоящее время основное понятие эволюционной морфологии — гомология, нуждается в коренной переоценке. Настоящее содержание гомологии уже переросло те формы, которые дала ему филогенетическая морфология. Отсюда отказ механиков развития от филогенетического метода исследования и метафизический тупик, в который пришла часть западно-европейских морфологов.

Выходом из тупика является пересмотр всего материала о гомологии с точки зрения современных установок взаимосвязи онтогенеза и филогенеза. Лишать гомологию критерия единства происхождения от общего предка — значит стать на антиэволюционную точку зрения. Однако, учитывая, что в онтогенезе все время идет включение новых наследственных изменений, нарушающих правильное чередование стадий в развитии органов, свойственных ряду предков, необходим пересмотр гомологии с точки зрения теории филэмбриогенезов. При установлении гомологии необходимо исходить из единства общего первичного зачатка органа и за-

тем уже, прослеживая развитие шаг за шагом, фиксировать пути расхождения гомологических органов в зависимости от тех путей, по которым шло филогенетическое развитие изучаемых животных.

Этот путь исследования сопоставлением последовательных родов онтогенеза органа у различных животных является в то же время, как на то справедливо указывает С. И. Лебедкин (1935), основным методом изучения рекапитуляций. При изучении проблемы рекапитуляции важна не констатация отдельных повторений, а установление динамики рекапитуляций в процессе развития.

Однако не всегда данный путь является исчерпывающим. Во многих случаях приходится сталкиваться с различными эмбриональными нарушениями, изменяющими последовательный ход морфогенеза, обнаружить которые может только широкое применение сравнительного метода. Сюда относится нарушение развития, вызванное различными эмбриональными приспособлениями (например, парность закладки сердца у высших позвоночных), различные сдвиги закладок во времени и по месту закладки (гетерохронии и гетеротопии), а также случаи так называемого окольного развития (Наук, 1930). Следовательно, как сравнительный анатом, изучая организацию современных животных от низших форм к высшим, должен разграничить черты строения низших животных на признаки примитивные и признаки вторичные, приобретенные современными формами в их собственной эволюции, независимо от родоначальной примитивной формы, так и эмбриолог, при анализе гомологичных органов во время развития, должен разграничивать признаки первичных закладок и вторичные эмбриональные изменения.

Второю важною задачею является разбор характера изменений гомологичных органов в ряду животных в связи с выполняемой ими функцией. Уже Якобсхаген (1927) в своих терминах «ортогомология» (как гомология, в узком смысле слова, с количественными изменениями в органах) и «катогомология» (как гомология с качественными изменениями) поставил вопрос о различиях в качественных и количественных изменениях. Этот анализ дает возможность подойти к вопросу о гомологии с точки зрения главных направлений эволюционного процесса и выяснить взаимоотношения между путями и направлениями биологического прогресса и регресса. Таким образом термины — гомология дефективная, аугментативная и т. д. получат совершенно иное, вполне конкретное объяснение.

Наконец, для решения вопроса о гомологии и гомоплазии нельзя не отметить значения метода экспериментальной эмбриологии. Экспериментальное выключение одного из факторов в сложной цепи коррелятивных связей между отдельными органами организма, как единого целого, дает возможность совершенно четко решить вопрос

о судьбе отдельных частей при преобразованиях в течение эволюции. Громадный экспериментальный материал по вопросу о взаимодействии глазного бокала и хрусталика, о соотношении передних и задних конечностей, о значении презумптивной мезодермы и т. д. открывает целый ряд закономерностей онтогенетического процесса, которые при применении сравнительного метода в механике развития могут дать очень ценный материал для вопроса о сущности гомологии.

2. Теория редукции. При преобразовании органов в эволюционном развитии, наряду с прогрессивными явлениями, регрессивные явления также играют большую роль. Однако до настоящего времени процессу редукции органов посвящено очень мало внимания.

Изучение морфофизиологического регресса органов только начато. Исследования А. Н. Северцова по теории редукции (1931) показали, что морфофизиологический регресс органов представляет чрезвычайно сложный процесс, имеющий свои специфические закономерности, требующие в дальнейшем широкой углубленной исследовательской работы.

Первые попытки объяснения редукции путем неупражнения органов, фиксируемого потом наследственностью (Ламарк), в настоящее время не поддерживаются большинством биологов. Пути редукции, установленные М. Фюрбрингером (1870) для редукции конечностей безногих ящериц, путем последовательного выпадения скелетных элементов от периферии к центру, не подтверждаются полностью А. Н. Северцовым. Не подтверждается также точка зрения Э. Менерта (1897), объясняющего редукцию боковых пальцев конечностей позвоночных путей запаздыванием их развития (ретардация).

А. Н. Северцовым установлены два типа редукции.

Первый тип редукции носит название рудиментации и заключается в том, что из поколения в поколение происходит постепенное уменьшение величины какого-либо органа. На основании изучения развития змееобразных ящериц с редуцированными конечностями А. Н. Северцов показал, что при рудиментации происходит уменьшение раннего зачатка органа или выпадение зачатка.

Другой тип редукции носит название афанизии; он приводит к полной редукции органа, причем на ранних стадиях онтогенеза орган развивается нормально, а потом останавливается в развитии. Следовательно, при афанизии происходит выпадение конечных стадий морфогенеза, т. е. афанизии осуществляются путем отрицательной анаболии.

Эти два типа редукции органов не исчерпывают всего многообразия процесса редукции органов. Основной причиной редукции ор-

ганов является прогрессивное развитие другого органа или другой части того же органа, лучше приспособленного к новым изменившимся условиям существования, благодаря чему функция прежнего органа теряет свое биологическое значение. Такого рода случаи происходят при эволюции, идущей по типу субституции, смены функции и уменьшения числа функций. Таким образом изучение вопроса редукции органов связывается тесно с другою важною проблемою эволюционной морфологии — с морфобиологической теорией эволюции, с изучением типов или принципов филогенетических изменений органов.

Причина редукции органов может быть весьма различна: в одних случаях утеря функции, в других — наследственное изменение отрицательного характера; могут быть случаи и другого порядка.

Так, Б. Матвеевым (1934) и И. Шмальгаузеном (1934) прослежено, что в некоторых случаях уменьшение органа происходит в течение развития путем оттягивания от зачатка органа образующей его ткани соседними органами — принцип заимствования тканей. А. Машковцев (1934) экспериментально устанавливает громадное значение функционального фактора при развитии органов: выключение функции органа может вызвать остановку в развитии, и, таким образом, происходит недоразвитие органа у взрослого животного. Чрезвычайно интересный материал, недостаточно изученный, представляет недоразвитие органов при действии летальных генов. Таким образом изучение явлений редукции органов должно быть поставлено в следующих направлениях: 1) продолжение изучения морфологического строения и развития редуцирующихся органов с точки зрения теории филэмбриогенеза; 2) изучение изменений функции редуцирующихся органов путем сопоставления строения и функций животных, имеющих нормальное строение органов, со строением животного с редуцированными органами с точки зрения типов или принципов филогенетических изменений органов; 3) изучение причин редукции органов путем применения эксперимента в развитии органов; 4) феногенетическое изучение недоразвитий при действии летальных генов.

3. Гетерохрония. Весьма важным вопросом в проблеме взаимосвязи онтогенеза и филогенеза является дальнейшее изучение влияния гетерохронии на процесс формирования признаков.

Изучению изменений темпов эмбрионального развития органов у разных животных (ускорение — акцелерации, замедление — ретардации) было уделено большое внимание (Оппель, Кейбель, Э. Менерт и др.), но эти явления гетерохронии рассматривались лишь, как нарушения последовательной рекапитуляции признаков предка в онтогенезе, т. е., иначе говоря, изучение было направлено в сторону критики биогенетического закона Э. Геккеля.

Менерт (1895), Гарстанг (1923), де-Беер (1930), Б. Матвеев (1929, 1932) и А. Н. Северцов (1912, 1931, 1934) показали, что изменения темпа развития органов в сторону ускорения и замедления являются не только нарушениями последовательности развертывания палингенетических признаков (как думал Геккель), но становятся факторами, влияющими на появление признаков в филогенезе.

Де-Беер (1930) считает гетерохронии основною причиною новых филогенетических изменений, происходящих в онтогенезе. Де-Беер разделяет эмбриологические изменения на две категории. К первой категории относятся изменения, приводящие к сохранению ювенальных признаков в строении потомков, которые поэтому он называет педоморфозами. Ко второй категории относятся изменения темпов развития, вызывающие модификацию признаков новых поколений в их филогенезе. Эти процессы названы де-Беером геронтоморфозом. Сочетание этих двух процессов дает возможность разобраться во взаимоотношении различных систематических групп между собою, так как многие близкие виды, роды, семейства и т. д. до типов являются группами, уклонившимися по пути педоморфоза, в то время как основная группа пошла по пути геронтоморфоза.

Значение гетерохронии, как процесса, влияющего на филогенетическое развитие, разобрано еще очень мало.

Весьма интересный анализ дает А. Н. Северцов (1931), разбирая значение гетерохронии (акцелерации и ретардации) с точки зрения адаптивной эволюции. Он объясняет ускорение развития органа, как приспособление к более раннему началу функции органа, и замедление, как коррелятивный ответ на ускорение развития соседних координированных органов.

Таким образом А. Н. Северцов дает толкование гетерохронии, как эволюционного процесса, что раскрывает широкие возможности дальнейшего исследования этого важного процесса онтогенеза.

Мы знаем, что ускорение или замедление развития органа вызывается различными причинами и может давать очень различные результаты.

Регулируемые гетерохронии. В одних случаях гетерохронии играют роль настоящих эмбриональных приспособлений, нужных зародышу только в период его зародышевой жизни, и не отражаются на строении взрослого животного. Сюда относятся также случаи, когда ускорение развития органа является приспособлением к более раннему началу функции органа. Примерами могут служить: ускорение дифференциации сердца, раннее начало функции которого важно организму; ускоренное развитие скелетных лучей в хвостовом плавнике рыб по сравнению с туловищем. Многие личиночные органы, как органы провизорные, являются ускорением в развитии органа, которое затем выравнивается. Так,

у личинок многих донных рыб, например, у некоторых тресковых (*Gadidae*) или морского чорта (*Lophius piscatorius*), личинка ведет пелагический образ жизни, в связи с чем их плавники достигают громадной величины, а потом останавливаются в развитии. Наружные жабры личинок рыб и амфибий также являются лишь гипертрофированными разросшимися жаберными лепестками. Эти гетерохронии можно назвать регулируемые гетерохронии.

Нерегулируемые гетерохронии. В других случаях гетерохронии как ускорения, так и замедления в развитии органов, появляясь в эмбриональном развитии, отражаются на структуре органа взрослого животного. Ускоренное развитие головного мозга высших позвоночных, в сравнении с низшими, влечет за собою большую дифференциацию его строения у взрослых животных. С другой стороны, ускоренное развитие глаз (у костистых рыб, рептилий, птиц) вызывает сложные коррелятивные изменения в структуре всего черепа, вызывая отодвигание головного мозга назад и редукцию межглазничной перегородки. Такие гетерохронии можно назвать нерегулируемыми гетерохрониями. Сравнительный анализ развития органов близких форм, с учетом различных темпов роста разных органов и разных частей одного и того же органа, может дать чрезвычайно интересный материал для суждения о преобразовании органов в течение эволюционного развития [см. работы Шмальгаузена о темпах роста различных видов и пород птиц (1931)].

Наконец, громадное значение имеет стадия, когда протекает морфогенез органа. Если развитие органа сдвигается на более ранние стадии, то морфогенез протекает более полно и часто носит более примитивный характер. Если развитие запаздывает, то оно протекает более сокращенно, с выпадением ряда этапов (Матвеев, 1929).

Все вышесказанное показывает, что изучение темпов развития органов на широком сравнительно-эмбриологическом материале может выяснить много чрезвычайно интересных закономерностей онтогенеза и филогенеза.

4. Изучение законов корреляции. Не менее важным вопросом, требующим дальнейших исследований, является вопрос эмбриональных корреляций, в целях установления общих закономерностей, управляющих отдельными органами в организме, как целом.

Закон соотношения органов, установленный Ж. Кювье в 1812 г., играет громадную роль в самых различных областях зоологии. Однако неоднократные попытки систематического изучения многообразных типов корреляций (Ч. Дарвин, Беккер, Л. Плате, Дюркен, Б. Домбровский, А. Н. Северцов) не могут считаться достаточно законченными.

В настоящее время намечаются следующие области исследования: 1) индивидуальные или физиологические корреляции, 2) филетические

корреляции (Л. Плате) или координации (А. Н. Северцов). Проблема онтогенеза и филогенеза непосредственно сталкивается с вопросами о филетических корреляциях или координациях.

А. Н. Северцов дал классификацию координаций с точки зрения морфобиологической теории эволюции, с точки зрения различных принципов филогенетических изменений и разделил координации на две группы: 1) морфофизиологические координации, когда цепь органов связана друг с другом функционально, и 2) топографические координации, при которых органы друг с другом непосредственно функционально не связаны, а связаны лишь местоположением[1].

При филетических изменениях строения и функции одного члена координированной цепи органов (при морфофизиологических координациях) изменяются морфофизиологические отношения между этим членом и всеми остальными ее членами. При этом эти изменения могут быть как количественного, так и качественного порядка. При количественных изменениях одного из членов другие члены координационной цепи изменяются также в количественном отношении в том же направлении. Такие изменения происходят путем интенсификации или ослабления функции, так что координационные отношения органов остаются теми же самыми.

При качественных изменениях какого-либо члена координационной цепи, также качественно меняются координационные отношения других членов. Эти качественные изменения координации органов могут быть различного порядка. В одних случаях отношения частей остаются теми же самыми, но общая функция делается несколько другой. В других случаях устанавливаются новые соотношения между членами координационной цепи так, что функция делается другою. В третьих случаях один из членов координационной цепи выпадает и заменяется членом другой, следствием чего получается полное качественное изменение функции.

При топографических координациях изменения топографических координационных отношений органов происходят путем ускорения (акцелерации) или замедления (ретардации) пути морфогенеза одного члена координированной сети или целой сети органов.

При этом важно отметить, что, как правило, первично прогрессирующий орган закладывается раньше, а с ним координированный, к нему приспособляющийся орган закладывается позднее. Например, мозг закладывается раньше, а черепная коробка позднее. Следова-

[1] Акад. И. Шмальгаузен (1935) морфофизиологические координации А. Н. Северцова расчленяет на: 1) динамические или конструктивные координации, выражающие постоянную функциональную зависимость органов, и 2) биологические координации, выражающие постоянную зависимость органов, обусловленную определенными условиями биологической обстановки, а не топографией или функцией органов.

тельно, запаздывание закладки есть средство координации прогрессивно развивающегося органа с топографически с ним связанными частями организма.

Из вышеизложенного явствует, что для правильной оценки сложной взаимосвязи между коррелятивными органами необходимо изучение установления этих связей в процессе онтогенеза. Принимая во внимание, что новые филогенетические изменения происходят, как правило, не у взрослых организмов, а в течение морфогенеза органов, когда еще не установилось правильной цепи координаций с внешнею средою, необходим специальный анализ эмбриональных корреляций. Как указано выше, гетерохронии дают нам возможность подойти к разрешению вопроса об эмбриональных корреляциях. Ускорение развития органа обусловлено, как было указано выше, приспособлением органа к более раннему функционированию, что вызывает в координированных органах коррелятивные изменения. Эти коррелятивные изменения могут быть различного порядка: соответственные (Северцов, 1912), когда увеличение или уменьшение одного органа вызывает соответственно увеличение или уменьшение другого, и обратные, когда увеличение одного органа вызывает уменьшение соседнего, иначе говоря, ускорение в развитии одного органа вызывает замедление другого. Таким образом коррелятивные изменения находятся в непосредственной связи и обусловливаются различными первичными эмбриональными изменениями, носящими название филэмбриогенезов.

Отсюда следует, что вопрос об эмбриональных корреляциях должен быть изучен с точки зрения теории филэмбриогенезов и в связи с изучением гетерохроний.

5. Ценогенезы. Совершенно самостоятельною проблемою является учение о ценогенезах. До настоящего времени ценогенезами называют самые различные эмбриональные процессы. Э. Геккель ценогенезами называл все новообразования приспособительного характера, нарушающие правильное развитие палингенетических признаков.

Анализ этих нарушений (включая сюда все явления гетерохронии, гетеротопии и т. д.), проделанный Оппелем, Кейбелем, Гарбовским, Э. Менертом и др., привел их к отрицанию биогенетического закона.

В отличие от названных авторов А. Н. Северцов (1927—1931) совершенно четко подчеркивает приспособительный характер ценогенетических изменений и выделяет в особую группу нарушения развития, не играющие роли эмбриональных приспособлений.

Однако до настоящего времени некоторые авторы [Франц (1927—1931), И. Ежиков (1930—1933)] называют ценогенезами всякое эмбриональное изменение, ограниченное временем морфогенеза, т. е. свя-

занное с эволюцией молодых форм (личинок, зародышей), называя их девиацией, ограниченной определенной стадией развития.

Но в последнее время все больше и больше раздается голосов, требующих уточнения понятия ценогенезов, как термина, содержащего в себе слишком разного рода явления. С установлением понятия филэмбриогенезов многие эмбриональные изменения, относимые Э. Геккелем к ценогенезам, нарушающие правильное чередование палингенетических признаков, являются настоящими филэмбриогенезами. Сюда относится большинство гетерохроний и гетеротопий, которые появляются в разных стадиях развития, но сохраняются и у взрослых форм. Таким образом к ценогенезам в прямом смысле этого слова следует отнести эмбриональные изменения в целях приспособления зародыша к специальным условиям существования в эмбриональный или личиночный период, нужные организму только в зародышевой жизни и не сохраняющиеся у взрослых форм.

Чтобы не путать эти явления с ценогенезами в понимании Геккеля, целесообразно называть их особым термином — эмбриоадаптациями.

Эта область онтогенетического развития остается чрезвычайно мало исследованной. Эмбриональные приспособления зародыша к особым условиям существования, отличным от условий взрослого организма, могут быть самого различного происхождения.

Обычно в ценогенезы сваливали вообще всякий эмбриональный процесс, который, по мнению автора, «нарушал» ход развития палингенетических признаков.

Первую попытку анализа ценогенезов, как эмбриональных приспособлений, сделал А. Н. Северцов (1931) и дал их классификацию по их функциональному значению (охрана эмбриона, приспособления к питанию, личиночные органы дыхания). С. Г. Крыжановский (1933) отдельно разбирает типы и происхождение эмбриональных органов дыхания у рыб.

Однако роль эмбриональных приспособлений играют образования, имеющие самое различное происхождение. Подходя к эмбриоадаптациям с точки зрения их происхождения, мне представляется возможным разделить их на следующие две основные группы.

К первой группе можно отнести такого рода новообразования в процессе онтогенеза, которые зародыш получает через материнский организм, как, например, различного рода защитные оболочки яйца. Происхождение этих образований связано с эволюцией органов не дочернего организма, а материнского (например, скорлуповые железы, особые слизистые и другие железы выходных путей самки и т. д.). Поэтому те зародышевые приспособления, которые связаны с эволюцией материнского организма, должны быть выделены

в особую группу. Сюда же, мне кажется, может быть отнесен и желток в яйцеклетке, как запас питательного материала, нужный зародышу. Запас питательного материала, заложенный в яйцеклетке, является эмбриональным приспособлением, весьма сильно нарушающим нормальное течение эмбрионального процесса и не отражающимся на взрослом состоянии. Правда, желток есть продукт накопления питательного материала в самой яйцеклетке в период ее созревания, однако этот процесс, происходящий в материнском организме, настолько связан с эволюцией самого организма самки, что не может быть рассматриваем вне связи с материнским организмом.

Другим примером могут служить особенности эмбрионального кровообращения и дыхания у зародышей млекопитающих, благодаря связи их кровеносной системы с материнским организмом через плаценту.

Ко второй группе относятся новообразования в онтогенезе новых поколений, которые развиваются у зародышей независимо от материнского организма, как особые эмбриональные приспособления, нужные организму лишь в условиях зародышевой жизни. К этой группе относятся различные личиночные органы, развивающиеся у зародыша, как приспособления в борьбе за существование, возникшие независимо от эволюции взрослых форм, сохраняющиеся у организма только в личиночном состоянии. Все многочисленные провизорные органы, как приспособления к особым условиям среды, являются примерами эмбриоадаптаций этой группы. Как указано выше, по функциональному значению их можно разделить на несколько групп: охрана эмбриона, приспособления к питанию, личиночные органы дыхания, личиночные органы движения (активные) и приспособления к плаванию во взвешенном состоянии (пассивные).

Во многих случаях мы встречаемся не с отдельными провизорными органами зародыша, а с совершенно особою личиночною формою, не похожею на взрослое животное. Это происходит при развитии с метаморфозом, когда из яйца развивается личиночная форма, по своим признакам отличающаяся от взрослой. Характерной особенностью таких личиночных форм является то, что они живут вполне самостоятельно в условиях, отличающихся от условий существования взрослых форм, и питаются другою пищею; гусеницы насекомых питаются иначе, чем взрослые формы, пескоройка иначе, чем минога, головастик иначе, чем лягушка, и т. д. Однако признаки, характеризующие эти личиночные формы, совершенно не одноценны по своему происхождению. В одних случаях личиночная форма является совершенно новым этапом в онтогенезе животного, и признаки, характеризующие ее строение, развились в течение эволюции совершенно самостоятельно, как эмбрио-

нальные приспособления, возникшие у личинок, независимо от эволюции взрослых форм.

В зависимости от того, на какой стадии развития происходит отклонение от пути развития родительской формы при появлении самостоятельных эмбриональных органов, разные личиночные формы сохраняют различную степень сходства со взрослым организмом (И. Ежиков, 1929). Нимфа насекомого сохраняет черты сходства со взрослой формой, так как она на поздней стадии онтогенеза получила самостоятельный образ жизни; личинка же сильно отличается от взрослой формы, так как очень раннее вылупление и самостоятельный образ жизни выработали у нее весьма большое число новых провизорных органов.

Примером таких личиночных форм могут служить водные личинки многих насекомых, гусеницы многих бабочек. При этом интересно отметить, как это указывает И. Ежиков (1929—1933), что новообразующиеся органы личинок (конечности, глаза, половые протоки личинок насекомых) стоят на более низком филогенетическом уровне, чем соответствующие органы взрослых форм, развивающиеся заново при метаморфозе.

В других случаях личинка сохраняет черты рекапитуляции своего предка, жившего в тех же условиях, что и она, и лишь частично могут развиваться в ней новые ценогенетические признаки. Примером таких личиночных форм может служить головастик, лягушки, сохраняющий признаки водного хвостатого земноводного, дышащего жабрами, у которого, как новообразование, развились роговые зубы, увеличилась длина кишечной трубки и т. д. Другим примером может служить трохофора аннелид и моллюсков. В первом примере мы можем говорить о рекапитуляции взрослого предка, во втором — о рекапитуляции зародыша предка.

Наконец, многие эмбриональные приспособления представляют собою пример ускорения в развитии органов, являясь типичными гетерохрониями. Так, например, у многих донных рыб, как описывает Шульц (1931), мальки ведут пелагический образ жизни (*Trachypteridae*, *Gadidae*, *Lophiidae* и др.), в связи с этим, как приспособление к пелагическому образу жизни, у них чрезвычайно сильно увеличиваются в размерах брюшные, а иногда и грудные плавники. Это разрастание плавников затем совершенно выравнивается, и они снова принимают нормальную величину. Выше были указаны и другие изменения во времени развития, являющиеся эмбриональными приспособлениями, не сохраняющимися у взрослых.

Все вышесказанное указывает на громадный интерес, который представляет изучение эмбриоадаптаций, и на их важную роль в проблеме онтогенеза и филогенеза.

При изучении эмбриоадаптаций особое место занимает вопрос

о самостоятельной эволюции эмбриональных приспособлений. Многие личиночные органы распространены очень широко и многообразно и имели сложную самостоятельную историю развития в историческом прошлом (Махотин, 1927—1930; Крыжановский, 1933). Эти вопросы эволюции личиночных органов и самих личиночных форм, идущей самостоятельным путем от эволюции взрослых форм, до настоящего времени почти не изучены, они составляют большую самостоятельную проблему эволюции онтогенеза.

В этой области перед эмбриологами, гидробиологами и экологами, изучающими взаимодействие организмов с окружающей средой, не только одних взрослых, но и рассматривающих всю жизнь организма в целом от начала развития, т. е. берущих весь онтогенез в целом, открывается очень широкое, почти не затронутое поле для исследования. Эволюцию онтогенеза и закономерности, им управляющие, наиболее целесообразно изучать, пользуясь сравнительным изучением онтогенеза близких форм в связи с различными условиями среды, или, наоборот, изучать онтогенез различных форм в связи с развитием в одинаковых условиях среды, обращая внимание на специфичность отдельных стадий, слагающих онтогенез во всем его целом.

6. Постэмбриональные возрастные изменения. Особое место занимают в проблеме онтогенез-филогенез постэмбриональные возрастные изменения позвоночных животных.

Постэмбриональным периодом, или периодом роста (А. Н. Северцов, 1912), называется период жизни организма, когда он попадает в сходные условия существования со взрослым организмом, начинает самостоятельно добывать себе пищу и активно включается в борьбу за существование. Для высших (наземных) животных таким переломным моментом от эмбрионального к постэмбриональному периоду является период рождения или вылупления из яйца, для низших (водных) — период, когда зародыш перестает питаться запасом питательного материала, заложенного материнским организмом в желтке, и переходит к самостоятельной добыче пищи.

Морфогенез органов не заканчивается в эмбриональный период и продолжается еще долгое время и дальше. Однако закономерности филогенетических изменений органов, установленные морфологами для периода морфогенеза в эмбриональный период, не могут механически переноситься на постэмбриональный период. Здесь включается целый ряд новых факторов, как функция органа, влияние экологических факторов, иных, чем они были в зародышевом состоянии, и сходных со взрослым организмом, иные темпы роста и т. д. Несомненно, в постэмбриональном периоде имеются свои специфические закономерности, требующие самостоятельного анализа, что еще не сделано.

Кроме того, постэмбриональное развитие во многих случаях позволяет анализировать возникновение и происхождение признаков мелких систематических категорий (видов, подвидов, рас, пород), как это будет разобрано ниже. Очень многие признаки, характеризующие близкие в систематическом отношении группы, представляют собой надставки (анаболии), возникшие у более молодых групп уже в постэмбриональный период, как приспособления к иным, чем у их предков, условиям существования. Примером может служить развитие специфических признаков рыб, морского чорта (*Lophius piscatorius*) при его приспособлении к донному образу жизни, или морского петуха (*Trigla*) при его приспособлении к ползанию по дну (А. Н. Северцов, 1927). Некоторые признаки, наоборот, могут быть истолкованы, как выпадение конечных стадий развития (отрицательные анаболии) в постэмбриональный период (педоморфозы де-Беера, 1930), т. е. у взрослых форм, составляющих особые систематические группы, сохраняются ювенальные признаки, присущие предку в эмбриональный период; например, наружные жабры и жаберные щели амфибий.

Многие доместикационные признаки пород домашних животных по сравнению с дикими сородичами также являются признаками, возникающими путем эмбрионализма, т. е. сохранения во взрослом состоянии признаков зародыша (С. Н. Боголюбский, 1920—1931; Е. Андреева, 1933).

Изучение постэмбриональных изменений непосредственно связано с вопросом о роли функции как в индивидуальном, так и в филогенетическом развитии животных, а также о роли поведения животных на разных этапах его индивидуальной жизни. Для решения вопроса о роли функции в филогенетическом развитии как в случаях прогрессивной, так и регрессивной эволюции, необходимо сначала выяснить вопрос о роли функции в индивидуальном развитии, изучая экспериментальным методом и морфологическим анализом влияние функции на развитие органов.

Последние десятилетия все внимание механиков развития было устремлено на изучение дофункционального периода органов, а период, когда молодой, еще не вполне сформировавшийся орган заканчивает свое развитие, почти совершенно не изучен.

Благодаря такому одностороннему направлению механики развития к настоящему моменту мы не имеем полной картины закономерностей индивидуального развития; хорошо изучены только ранние стадии развития. О более поздних стадиях известно очень мало (Машковцев, 1934—1935).

7. Задачи морфологии беспозвоночных животных. Закономерности онтогенеза и филогенеза, установленные морфологами, в значительной мере базируются на изучении позвоночных жи-

вотных, поэтому перед морфологами других типов животного мира остается еще почти не затронутая область исследования.

До настоящего времени морфология беспозвоночных стоит на уровне морфологии позвоночных второй половины XIX столетия. Одной из основных проблем стоит еще вопрос установления гомологии органов. Сравнительно-анатомические работы носят в значительной степени статически-описательный характер. Несмотря на то, что роль онтогенеза для филогенеза впервые была установлена Ф. Мюллером в 1864 г. на ракообразных, до настоящего времени эволюционная морфология в ее современном понимании на типах беспозвоночных животных разобрана очень не полно. В то же время несомненно, что различные типы беспозвоночных могут дать значительно более демонстративный материал для установления закономерностей онтогенеза и филогенеза, чем позвоночные.

1. Нужно признать совершенно необходимой проверку типов филэмбриогенеза на большом сравнительно материале по беспозвоночным животным, что неизбежно приведет к значительной перестройке генетических взаимоотношений между различными группами и раскроет новые закономерности онтогенетического развития.

2. Громадный интерес представляют данные морфологии беспозвоночных животных для решения проблемы редукции органов и дегенерации. Морфология позвоночных, как указывалось выше, наметила путь изучения явления редукции и дегенерации; но дальнейшее развитие теории редукции невозможно без учета богатейшего материала, имеющегося в морфологии беспозвоночных животных, с их колоссальным многообразием различных приспособлений к самым разнообразным условиям среды. Анализ явлений паразитизма, приспособлений к сидячему образу жизни, различных приспособлений к пелагическому образу жизни и других приспособлений к различным условиям существования может дать громадный материал для установления новых закономерностей редукции и дегенерации органов, а также открыть новые закономерности онтогенетического и филогенетического развития.

3. Особое место занимает проблема прямого и непрямого развития (Ежиков, 1936). Вопрос о филогенезе многих групп не может быть решен без большого сравнительно-эмбриологического разбора ценогенетических органов. Как указывалось выше, проблема соотношения онтогенеза-филогенеза требует самостоятельного изучения закономерностей эмбриоадаптаций, для решения которого беспозвоночные дают исключительно богатый материал.

III. Задачи систематики и экологии

Для решения вопроса о соотношении онтогенеза и филогенеза необходимо участие также и систематиков, зоогеографов и экологов.

Отметим несколько вопросов, весьма важных в разработке филогенетических взаимоотношений различных групп животных, решение которых зиждется на изучении онтогенеза систематических признаков.

1. Онтогенез окраски. Все повторяют установленные еще Дарвином примеры рекапитуляции признаков предка в окраске детенышей (например, пятнистость львенка). Действительно, изучение изменений окраски животных в течение онтогенеза при учете многообразных экологических факторов может дать чрезвычайно интересный материал для установления генетических отношений групп. Примером может служить работа В. Васнецова (1934) об эволюции окраски рыб. Окраска оперения птиц является одним из самых основных систематических признаков для орнитолога, занимающегося изучением видообразований птиц и закономерностями их расселения. Однако до нашего времени чрезвычайно мало работ, изучающих закономерности изменения оперения, как отражения в индивидуальной жизни современных птиц филогенетического процесса. Можно сказать с полной определенностью, что в очень многих случаях изменение окраски представляет собою интересные примеры рекапитуляций, могущих пролить новый свет на установление филогенетических соотношений между соседними группами. Укажу на крючковидный клюв зародышей цапель (П. Сушкин), напоминающий клюв родственных им бакланов; на пестро-серенький птенцовый наряд белых чаек, напоминающий наряд родственных им куликов; на серенький наряд молодых клестов и на образование характерного для них асимметричного клюва уже по вылуплении птенца из яйца (W. Huber, 1933). Здесь орнитолог может дать весьма много ценных данных как для филогенеза групп, так и для перестройки современной систематики птиц, еще сохранившей много искусственных группировок по внешним признакам.

2. Столь же плодотворной задачей является изучение возрастных изменений в структуре черепа млекопитающих при учете закономерностей коррелятивного развития, установленных морфологами при изучении морфогенезов в эмбриональном развитии. Можно привести много примеров, когда возрастные изменения структуры черепа описывались, как признаки новых мелких категорий, выделяемых в самостоятельные виды (подвиды, морфы, породы, расы и т. д.). Несомненно, систематика многих групп подвергается значительным изменениям в сторону приближения к естественной генетической системе, если систематики учтут данные онтогенеза. С другой сто-

роны, несомненно, что при таком рассмотрении будет внесено много ценных поправок и дополнений в установки, данные морфологами.

3. Не менее интересною проблемою для систематики является процесс возникновения систематических признаков в онтогенезе.

Большинство систематиков до настоящего времени при сопоставлении систематических категорий (подвидов, видов и т. д.) друг с другом не задается вопросом установления времени появления в филогенетическом развитии отличающих их признаков. Однако признаки, характеризующие одинаковые систематические категории, не одноценны. В процессе расхождения признаков одни группы являются более стойкими, сохраняя признаки родоначальной группы, другие, более пластичные, обладают признаками новыми.

Сравнительное изучение онтогенеза близких систематических групп может дать очень многое для разрешения этого вопроса. Еще К. фон-Бэр в 1828 г. установил законы развития систематических признаков в онтогенезе[1].

А. Н. Северцов (1927) разобрал закон К. фон-Бэра с точки зрения эволюционного учения. Признаки более общие являются признаками новыми. Применяя к этому положению теорию филэмбриогенезов, перед систематиками открывается чрезвычайно широкая проблема изучения расхождения признаков в онтогенезе.

Как показывают последние работы И. И. Шмальгаузена (1927—1933), сопоставившего онтогенез близких пород и видов птиц, процесс расхождения признаков в онтогенезе идет различными путями и к нему применимы самые различные типы филэмбриогенезов.

При сравнительном изучении онтогенезов более крупных таксономических групп различия в изменениях закладки и изменения скорости роста и дифференцировки проникают до самых глубин эмбрионального развития, меняя рост и даже закладку с самого начала; иными словами, изменения происходят по типу архаллаксиса, или девиации. Различия, имеющие характер расовых или половых различий, возникают на поздних стадиях развития, затрагивая конечные фазы роста, т. е. происходят по типу анаболий. Однако эта последовательность не является общею, во многих случаях (Шмальгаузен, 1934) признаки пород и рас выявляются в онтогенезе значительно раньше, чем признаки более общих систематических категорий. Отсюда следует, что вопрос о расхождении систематических признаков в онтогенезе — проблема, еще мало разработанная и в то

[1] 1) «Общее каждой более крупной животной группы образуется в зародыше раньше, чем специальное.

2) Из более общего в области отношения форм образуется менее общее и так далее, пока, наконец, не возникает самое специальное» (К. фон-Бэр, 1828).

же время чрезвычайно интересная в теоретическом отношении и важная в практическом при селекции и гибридизации.

4. Наконец, необходима помощь биологов, экологов и физиологов в изучении закономерностей эмбриоадаптаций. Без точного знания биологии и условий существования личиночных форм морфолог не может понять особенностей их строения и сделать выводы о причинах их возникновения.

Работы С. А. Северцова (1930—1933) показывают, что появление новых эмбриональных приспособлений (например, живородности млекопитающих) является мощным фактором биологического прогресса, обусловливающим повышение численности популяций.

Повышение численности вызывает перенаселение, приводит к более частым падежам и, повышая борьбу за существование, вызывает ряд новых изменений, коррелирующих частоту падежей. Как одно из возможных следствий является понижение числа рождаемых детенышей. Следовательно, фактор эмбриоадаптации вызывает изменение целого ряда других биологических факторов, и анализ взаимных отношений между биолого-экологическими факторами и факторами онтогенеза является чрезвычайно важной и совершенно еще не затронутой проблемой.

IV. Задачи палеозоологии

Все указанные выше направления исследования соотношения онтогенеза и филогенеза базируются на изучении изменений, протекающих в жизни современных животных. Установленные ими филогенетические построения требуют контроля палеозоологов и палеобиологов. Последние работы Киера (1927—1930) и Стеншио (1930—1933), дающие полные реконструкции не только внешней формы ископаемых животных, но и реконструкции по шлифам мягких систем органов (как головной мозг и периферические нервы, сердце, жаберная полость), открывают новый этап в палеозоологии, соединяющий воедино работу морфологов и палеозоологов. Как указывают работы Киера и Стеншио, с одной стороны, и А. Н. Северцова — с другой, совместные исследования палеозоологов и морфологов коренным образом изменили представление об эволюции низших водных позвоночных. Столь же плодотворным оказалось сочетание данных онтогенеза современных форм с данными палеонтологии в работах Д. М. Федотова и И. Ренштрема об эволюции иглокожих (1926, 1927, 1928).

1. Первой задачей, стоящей перед палеонтологами в проблеме онтогенез-филогенез, является анализ исторических рядов животных для разграничения прямых рядов предков (Ahnenreihen) от ступенчатых рядов форм (Stufenreihen), по терминологии О. Абеля.

При таком анализе необходим не только количественный учет

суммы признаков, характеризующий сходные черты в организации рядов ископаемых животных, каковой характер носят ряды форм, устанавливаемые Абелем (1912). Здесь также необходим анализ качественной стороны изменения органа, т. е. изучение значения изменения организации потомков по сравнению с предками для жизнедеятельности организма. В одних случаях изменение может носить характер ароморфоза, повышающего жизнедеятельность организма в целом и ставящего его на высокую ступень в эволюционном ряду, в других случаях изменение является приспособлением к новым условиям среды в узком смысле этого слова — идиоадаптацией, не поднимающей жизнедеятельности организма на высшую ступень.

В настоящее время морфологам позвоночных животных в значительной степени приходится заново перестраивать филогенетические теории, установленные в конце XIX столетия при господстве филогенетического направления в морфологии. Так, например, теория жаберного происхождения парных конечностей (как плавников, так и пятипалых наземных конечностей), установленная столь блестяще Гегенбауром, в настоящее время, после работ А. Н. Северцова (1908—1934) и Шмальгаузена (1915), совершенно оставлена. Теория метамерии головы и происхождения черепа, построенная Гегенбауром, Фан-Вайем и М. Фюрбрингером, получила новое освещение в работах Б. Матвеева и А. Н. Северцова (1915—1923). Все старые теории страдали одним общим чрезвычайно существенным недостатком. При пользовании данными сравнительной анатомии авторы часто забывали, что современные низшие животные не живые, сохранившиеся без изменения, отдаленные предки современных высших. Низшие формы, наравне с примитивными чертами, имеют целый ряд новых высокодифференцированных признаков, развившихся в их эволюции, совершенно независимо от признаков родственных им высших групп животных, как признаки специализации к новым, современным условиям их жизни (например, атриальная полость ланцетника, присасывательный аппарат и жаберные мешки круглоротых, бисериальный плавник цератода и т. д.). Таким образом необходима переоценка старых филогенетических теорий общими усилиями морфологов и палеозоологов. Она невозможна без участия в ней палеозоологов и палеобиологов, так как сравнительно-анатомические и эмбриологические данные нуждаются в контроле.

2. Не менее интересным вопросом является контроль палеозоологов над рядом рекапитуляций признаков, установленных морфологами в онтогенезе. Такие примеры, как открытие 10—13 жаберных отверстий у *Ostracodermi* (*Kiaeraspis*) палеонтологами (Стеншио, 1927; Киер, 1928) после того, как это было установлено А. Н. Северцовым для предков черепных позвоночных (*Protocraniota*), или нахождение покровных окостенений клейтрума, характерного

для плечевого пояса стегоцефалов, в онтогенезе современных амфибий (Шмальгаузен, 1916), указывают на плодотворность подобного анализа.

3. Наконец, онтогенез ископаемых животных — проблема колоссальной важности — до последнего времени находился в зачаточном состоянии.

Как указано выше, изучение возрастных рядов современных животных дает возможность разобрать сложные преобразования в конституции различных органов позвоночных животных, что особенно наглядно вырисовывается при изучении скелета и в частности черепа. Анализ этих сложных возрастных преобразований дает очень интересный материал для изучения морфологических закономерностей эволюции (закон корреляций, различные типы и принципы филогенетических изменений органов и т. д.). Изучение возрастных рядов ископаемых животных, как это показывают замечательные исследования О. Абеля на черепах медведей из Миксницкой пещеры (1932), представляет исключительный интерес. С одной стороны, они могут внести ряд весьма ценных коррективов в систематику ископаемых форм, так как в очень многих случаях под новыми формами описаны различные возрастные стадии одного и того же животного (ряды зубов лошади, элазмотерия и т. д.). С другой стороны, такой анализ служит материалом для интересных обобщений, как теория вымирания, теории редукции, проблемы дифференциации органов и т. д. Конечно, проблема возрастных изменений ископаемых животных должна быть согласована с таковым же изучением современных форм, однако в этом направлении еще очень мало сделано.

V. Задачи экспериментальной эмбриологии

Экспериментальная эмбриология в установках Дриша, Ру и Шпемана и его школы замкнулась в вопросах физиологии развития без учета того наследия, которое принес филогенез в индивидуальное развитие. Лишь в последнее время эта нездоровая тенденция начинает изживаться, эксперимент становится вспомогательным методом эмбриолога-морфолога. Эмбриолог, изучающий механику развития, начинает интересоваться филогенезом.

Проблематика механики развития, изучающей процессы раннего развития зародыша, процесс эмбриогенеза, закладки органов, дифференциации, роста метаморфоза и регенерации, пользуясь методами экспериментальных экстирпаций, трансплантацией зачатков и их маркировкою, не может быть оторвана от проблемы соотношения онтогенеза к филогенезу. Среди всех проблем механики развития наиболее основною является проблема детерминации, как процесса осуществления признаков в онтогенезе, так как в онтогенезе ни одна часть

не оказывается вне сферы влияния детерминационных процессов, определяющих путь ее развития (Филатов, 1934). Детерминация, т. е. определение судьбы отдельных частей зародыша в их онтогенетическом развитии и воздействие одних частей развивающегося организма (активных) на другие (пассивные), представляет собою то наследие, которое внес в индивидуальное развитие филогенез. Сравнительная морфология, изучающая преобразование формы организма в течение онтогенеза и ее изменение в онто- и филогенезе, не может разложить наблюдаемое им формообразование на явления, которые ему предшествуют и взаимоотношение которых обусловливает возникновение формы. Это является задачею механики развития (Филатов, 1934). Механика развития путем экспериментального исследования углубляет историю развития органа, разлагая появление закладки на два предшествующие ему явления: действие детерминирующего источника и реакция детерминируемого материала.

Таким образом роль механики развития в изучении закономерностей онтогенеза и их взаимоотношения к филогенезу чрезвычайно существенна. Однако в этом направлении экспериментальными эмбриологами до последнего времени сделано очень мало, несмотря на исключительно интересные данные, ими полученные.

1. Одною из основных предпосылок успеха использования экспериментального метода в разработке проблемы онтогенез-филогенез является применение *сравнительного метода* к экспериментальному исследованию. Изучение механики развития в значительной степени замкнулось на онтогенезе амфибий, в то время как другие животные изучены экспериментально очень мало, отрывочно и случайно. Опыт сравнительной морфологии показал, что при сравнении различных этапов онтогенеза у различных представителей можно установить ряды изменений органа в историческом развитии. Установленные таким путем ряды изменений при их анализе позволяют делать заключение о закономерностях онтогенетического и филогенетического развития. Причем, как на это справедливо указывает Д. П. Филатов (1934), основной смысл сравнительного метода заключается в сохранении целостности органа, как единицы, обладающей морфологическим и функциональным единством и отражающей специфичность целого организма. Самое тщательное изучение отдельной стадии развития не может дать выводов о динамике процесса в историческом развитии. Имеющиеся в настоящее время данные сравнительно-экспериментального метода исследования некоторых онтогенезов подтверждают это положение и позволяют сделать несколько общих заключений о сущности формообразования органов. Сравнительное экспериментальное исследование взаимоотношения между глазом и хрусталиком, накопившийся громадный сравнительный материал показывает, что образование сложных морфологиче-

ских единиц, функционально и морфологически тождественных, идет различными путями, причем преемственность морфологических изменений может оставаться постоянной, в то время как система влияний, под действием которых происходят эти изменения, перестраивается. Это происходит потому, что детерминирующее влияние то сосредоточивается в одном источнике, то растекается по разным (Филатов, 1934). То же подтверждает работа Машковцева о развитии легкого (Машковцев, 1934, 1935), так как у разных животных (аксолотль, лягушка, жаба, ящерица) один и тот же морфологический процесс (дифференциация легкого) происходит под влиянием различных факторов (функция у аксолотля, гормоны у жабы и ящерицы). Отсюда возникает вывод о большей консервативности возникающих в развитии форм морфологических процессов сравнительно с конституцией относящихся к ним детерминационных процессов.

В настоящее время механикою развития накоплен сравнительный материал по развитию глаза и по развитию конечностей позвоночных животных. Сравнительно-экспериментальный анализ онтогенеза этих органов дает возможность сделать и еще одно важное обобщение о процессе их эволюции в филогенезе. В основе развития зародыша лежит дифференцирование его частей и их автономизация, но в то же самое время идет и противоположный процесс интеграции частей зародыша, устанавливающий единство этого организма на повышенной основе (Балинский, 1935). Иначе говоря, применение сравнительного метода и экспериментальной эмбриологии может решить важный вопрос онтогенеза о зависимом и независимом развитии с точки зрения эволюционного учения. По данным Машковцева (1934), в филогенезе зависимые способы развития постепенно переходят в независимые, эволюция онтогенеза идет по направлению все большей и большей автономизации и уменьшения фенотипической лабильности. Наравне с этим происходит все большее укрепление связей между органами в организме, как целом.

2. Эмбриональные корреляции. Вопросы зависимого и независимого развития, разрабатываемые механикою развития, непосредственно затрагивают вопрос коррелятивных отношений органов. Правда, нужно заметить, что до последнего времени экспериментальная эмбриология рассматривала отношения развивающихся органов зародыша, не ставя перед собой вопросов о преобразовании органов в эволюционном процессе. Типы отношений частей организма (реляции, конъюнкции и корреляции Дюркена, 1926) относятся к разряду физиологических корреляций и не затрагивают совсем филетических корреляций (координаций), связанных с проблемою онтогенез-филогенез. Однако морфолог не может решить, какие части зародыша в последовательном ряду онтогенетических процессов являются направляющими, развитие которых идет самостоятельно, активно

воздействуя на развитие других частей, и какие части являются пассивными, развитие которых коррелятивно связано с развитием активных зачатков. Эксперимент в этих вопросах может играть решающее значение. Несмотря на грубое вмешательство, которое вносит экспериментатор своею операциею в течение онтогенетических процессов, все же во многих случаях выключение одного из звеньев корреляционной цепи может решить вопрос о первичности или вторичности связей органов самым убедительным образом. Так, например, еще Гексли (1864) и Гёте (1875) поставили вопрос о самостоятельности образования капсул органов чувств от осевого черепа; сравнительная эмбриология разбирала этот вопрос вполне детальным образом и не могла притти к определенному решению. Одни считали капсулы органов чувств самостоятельными образованиями, другие — образующимися, как выросты черепа. Опыты экстирпации и трансплантации слухового пузырька решают этот вопрос вполне определенно. Слуховая капсула развивается, как самостоятельное образование, индуцируемое слуховым пузырьком на месте его закладки.

Однако механики развития при своих экспериментах недостаточно уделяют внимания анализу филогенетического наследия, проявляющегося в онтогенезе. Даже при изучении коррелятивных отношений все внимание сосредоточивается на процессе физиологии развития, в то время как вопросы филогенетических взаимоотношений органов остаются совершенно не затронутыми. В разбираемом нами примере отношения слуховой капсулы к черепу до настоящего времени в экспериментальных работах остались почти совершенно не затронутыми вопросы о филогенетическом взаимоотношении органов чувств к черепу. Как показывают опыты, эксперимент и в данной области может дать весьма много интересных данных (Б. Матвеев).

Таким образом вопрос об эмбриональных корреляциях ждет совместных исследований сравнительных эмбриологов и механиков развития. Со стороны морфологов изучение должно быть направлено в сторону применения экспериментального метода в качестве контроля над положениями, ими устанавливаемыми при сравнительном обзоре развития органов разных животных; со стороны экспериментальных эмбриологов оно должно быть направлено в сторону изучения не только физиологических корреляций онтогенеза, но и в сторону филетических корреляций, как наследия в онтогенетическом развитии предшествующей эволюции.

3. Если в проблеме детерминации еще приходится ждать совместного анализа морфологов и экспериментальных эмбриологов, то в проблеме р о с т а мы имеем уже такой синтез и видим, насколько он плодотворен. Работы И. И. Шмальгаузена (1927—1933), подошедшего к экспериментальному анализу процесса роста во всеоружии морфологического опыта, ярко иллюстрируют необходимость уча-

стия экспериментальных эмбриологов в проблеме онтогенез-филогенез.

4. Не менее интересным вопросом является роль функции в онтогенезе и филогенезе. Новые экспериментальные работы А. Машковцева (1934—1935) о влиянии функционального фактора на развитие легкого показывают зависимость дифференцировки органа от функции. Экспериментальное выключение акта дыхания воздухом у личинок аксолотля останавливает дифференцировку легкого независимо от роста животного. Этим путем можно объяснить случаи сохранения у некоторых форм ювенальных черт, так как здесь происходит выпадение конечных стадий морфогенеза. У лягушек и жаб происходит замена функционального фактора гормональным, и процесс дифференцировки продолжается независимо от функции. Таким образом не путем наследования благоприобретенных признаков, возникших благодаря упражнению или неупражнению органов, как думают ламаркисты, а путем действия функции на онтогенез органа удается установить связь формы органа с его функцией. При этом данные онтогенетического развития позволяют нам сделать заключение о филогенезе данного органа в историческом развитии.

VI. Задачи генетики

Наиболее трудной задачей и одной из самых важных является участие генетиков в проблеме онтогенез-филогенез. Морфолог только фиксирует в своем исследовании тот или иной морфофизиологический процесс, не имея возможности непосредственно установить причину его возникновения. Экспериментальная эмбриология может разъяснить причину появления данного морфофизиологического процесса у данного индивидуума, и только генетика может найти его обоснование в ряде поколений.

1. Генетика, изучая явления изменчивости и наследственности, не может не столкнуться с проблемой рекапитуляции, которая является проблемой выяснения закономерностей наследственности, обусловливающих сохранение в онтогении потомков черт строения их предков (Лебедкин, 1932). Однако в этом направлении генетикой сделано чрезвычайно мало. Попытка Бромана (1930) объяснить рекапитуляции тем, что явление рекапитуляции просто-напросто зависит от сохранения тех же самых генов, которые имелись у предка, не дает нам конкретного ответа, заменяя понятия, употребляемые морфологами, языком генетики.

Значительным шагом вперед является объяснение, даваемое Холдэном (1932), истолковывающим рекапитуляции последовательным сдвиганием признака в онтогенезе на более ранние стадии.

При количественном усилении действия гена выявление обуслов-

ленного им признака доходит до определенного предела, когда дальнейшее насыщение в признаках взрослого животного уже никак не выявляется. В этих случаях, по Холдэну, происходит постепенное сдвигание признака в онтогенез, и таким путем он дает генетическое объяснение процессу рекапитуляции признаков. К сожалению, эти очень интересные соображения Холдэна остаются по настоящее время не обоснованными фактическими исследованиями онтогенеза в ряде поколений генетически определенных признаков.

Весьма интересны также указания генетиков, что явления рекапитуляции объясняются плейотропным действием генов, когда свойства многих генов определяют во взрослом организме характер отдельных признаков. Существуют указания, что некоторые гены обладают свойствами плейотропии во времени, т. е. определяют различные признаки на различных стадиях онтогенеза, однако все эти, высказанные разными авторами, соображения остаются не обоснованными.

2. Чрезвычайно важной задачей генетики является генетическое обоснование теории филэмбриогенезов. Для разрешения данного вопроса большой интерес представляет развитие зародышей с летальными генами. При разборе леталий кур Ландаур описывает случаи коротконогости у гетерозиготных форм как задержку на третий день развития, вследствие чего происходит недоразвитие задних конечностей и глаза. Иначе говоря, в данном случае проявление летального гена вклинивается в середину развития, происходит девиация, вызывающая летальную коротконогость. В опытах Крамтона у моллюсков лимнеа (*Limnea*) с правой и левой спиралью наследственный доминантный ген проявляется на самых ранних стадиях развития, т. е. развитие идет по типу архаллаксиса.

Интересные примеры дает С. Н. Боголюбский (1934) в работе о развитии хвостов у овец. Генетика обнаружила здесь в наследовании некоторых типов хвостов существование полимерных генов удлинения и жироотложения (Б. Н. Васин, Адамец). С. Н. Боголюбский (1934), изучая развитие хвостов, указывает, что изменение типов хвостов происходит путем изменения на ранних стадиях развития, т. е. путем архаллаксиса.

3. Из всего вышеизложенного вытекает необходимость углубленного изучения феногенетики. Задача генетики не может ограничиваться проблемою наследования признаков, необходимо изучение проблемы осуществления признака, что является задачей феногенетики.

Физиологическая теория гена Гольдшмидта, объясняющая мутационный процесс как количественное изменение гена, причем ген фигурирует как катализатор или энзима, как указывает целый ряд новых исследований, не объясняет всей сложности процессов появления мутаций.

Теория действия изолированных факторов в настоящее время не может считаться правильной, так как при изучении интерсексов, при различии самцов и самок разных рас происходит промежуточное развитие. Это указывает на появление качественных изменений гена, не укладывающихся в теорию Гольдшмидта. Отсюда непосредственно вытекает необходимость более углубленного изучения феногенетики и сравнительно-эмбриологического изучения мутантов с целью изучения рекапитуляций уже вполне определенных признаков.

Плодотворность исследований в данном направлении подтверждается последними работами И. И. Шмальгаузена (1934), посвященными феногенетике некоторых морфологических признаков у домашних кур (мохноногость, брахидактилии и полидактилии), которые имеют характер мутаций, что выявляется в их закономерном менделировании. Эти феногенетические исследования заставляют автора признать, что, кроме первичных проявлений действия того или иного гена, следует различать еще вторичное его действие, сказывающееся через посредство цепи различных морфогенетических зависимостей. Даже небольшие изменения первичного процесса могут привести к значительным отклонениям в зависимых от него вторичных процессах, давая картину крайней неустойчивости вторичных выражений определенного гена. Наконец, процессы, вызванные действием одного гена, могут получить самое различное течение в различном морфологическом окружении, так, что его выражение может быть различным даже в гомодинамных частях одного и того же организма. Естественно предположить, что один и тот же ген должен в различных организмах получить также совершенно различное выражение. Таким образом в некоторых случаях, например в различных выражениях структуры пальцев крыла и ног у различных птиц и рептилий, мы не всегда имеем дело с новым геном (т. е. с определенным его изменением), но все же его проявление в новых морфологических условиях может иметь характер развития вполне нового признака, который может иметь положительное значение в эволюционном процессе (Шмальгаузен, 1934).

4. Для решения этих вопросов громадное значение имеет выбор объекта исследования. Наиболее тщательно исследованный генетически объект — дрозофила, для анализа проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза является мало пригодным. Генетик видит новые мутации уже у вылупившегося из куколки вполне сформированного насекомого и не имеет возможности наблюдать возникновения этих мутаций в онтогенезе.

Изучаемые мутации у высших позвоночных (птицы, млекопитающие) затрагивают в значительной степени такие признаки, как окраска шерсти, оперения, онтогенетический анализ которых затруднен. Поэтому перед генетиками стоит задача выбрать себе такой

объект исследования, который наравне с требованиями, проявляемыми генетиками, удовлетворял бы и требования морфологии, т. е. имел бы более последовательный ряд стадий онтогенеза, чем это имеет место у дрозофилы при развитии с метаморфозом, когда из куколки вылупляется вполне сформированный организм. С этой стороны весьма ценен интерес, проявляемый генетиками к рыбке гамбузия.

Все это дает право сказать, что перед генетикой в области разрешения проблемы взаимодействия онтогенеза и филогенеза раскрывается весьма широкое поле деятельности.

VII. Задачи физиологии

Физиология до настоящего времени в значительной степени была оторвана от проблем эволюции, и этот разрыв в эволюционном изучении формы и функции ощущается чрезвычайно остро. Морфологи в значительном большинстве не знают физиологии; физиологи знают анатомию, но недостаточно учитывают данные эволюционной морфологии. Сравнительная физиология до последнего времени стояла почти на уровне додарвиновской морфологии. Однако новейшие данные указывают не только на возможность, но и на чрезвычайную плодотворность постановки физиологических исследований в плоскости проблем соотношения филогенеза и онтогенеза. Попытки филогенетического подхода к физиологическим проблемам, проводимые при изучении нервно-мышечной деятельности в связи с условными рефлексами, а также изучение функциональной эволюции мышц (как это указывает исследование акад. Л. Орбели) дают чрезвычайно интересную филогенетическую последовательность развития мозговой массы. При этом интересно отметить, что Миньковский обнаружил в первой половине эмбриональной жизни человека подобную же последовательность в дифференциации рефлекторной деятельности головного мозга, как в филогенетическом ряду.

Другой пример — развитие специальной моторной иннервации в мышцах под контролем центральной нервной системы, вытесняющую предшествующую, вегетативную, протекавшую под влиянием химических и физических явлений.

Не менее интересны данные, приводимые Х. С. Коштоянцем, о продуктах распада белков в филогенетическом и зародышевом ряду по исследованиям его и сотрудников его лаборатории в сопоставлении с данными Нидгейма (1931). Переход низшего способа распада белков до аммиака и более сложные соединения через мочевину к мочевой кислоте, наблюдаемый в филогенетическом ряду, находит отражение в онтогенетическом развитии птиц. То же говорят данные с пищеварительными ферментами и смена хэмодинамики мышц в индивидуальном развитии позвоночных животных.

Сравнительная физиология должна не только быть подсобным методом для морфологии, но она должна искать свои собственные закономерности физиологической дифференцировки в онтогенезе и филогенезе. Данные для этого уже имеются. Последовательность усложнения функции в филогенетическом ряду приводит сначала к усложнению первичного фактора, а потом к его замене, примером чего может служить замена механического фактора натяжения в ритмах сокращения предсердия и желудочка улитки новым фактором действия нервной системы у высших форм (Х. Коштоянц, А. Зубков). Таким образом физиологическая надставка в отличие от морфологической надставки изменяет старую функцию органа.

Заключение

Подводя итоги всему вышеизложенному, даже при том поверхностном разборе, как это сделано в данной статье, можно видеть, насколько многообразны задачи при комплексном изучении проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. При современном понимании филогенеза, как совокупности ряда онтогенезов в их исторической последовательности, становится очевидным, что всякий биолог, интересующийся эволюционными вопросами, не может вести своего исследования без анализа закономерностей индивидуального развития организма и без сопоставления их с историческим развитием. Ставя своею задачею управление жизненными процессами животных и растительных организмов в целях направления их на службу человеческому обществу, биолог не может взять в свои руки это направление до тех пор, пока не будет знать тех путей, по которым шло направление жизненных процессов в историческом прошлом. Отсюда становится ясным, что проблема соотношения онтогенеза и филогенеза в настоящем является одной из центральных проблем современной биологии.

Важно отметить, что задачи, здесь возникающие, представляют интерес не только в теоретической биологии, но могут играть большую роль в практике социалистического строительства. Всем хорошо известно, какую громадную роль сыграло в растениеводстве изучение спицифики отдельных этапов индивидуального развития (И. В. Мичурин, Т. Д. Лысенко). В практике животноводства, птицеводства и рыбоводства при разведении и селекции знание и овладение закономерностями индивидуального развития также является одним из важных залогов дальнейшего успеха. К сожалению, практики до последнего времени совершенно не интересовались проблемою онтогенеза и филогенеза, как чисто теоретической, а теоретики не задавались вопросами, как полученные ими общие закономерности могут быть применены в непосредственной практической деятель-

ности. Настоящая статья и имела своею задачею поставить перед биологами разных специальностей вопрос о необходимости комплексного изучения проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, с тем, чтобы общими усилиями разных биологических дисциплин овладеть закономерностями индивидуального развития и их эволюцией в историческом ходе эволюционного развития. Познание же направления биологического прогресса позволит биологу направить его дальнейший ход на службу социалистическому обществу.

Институт эволюционной морфологии
имени акад. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.

B. S. MATVEIEV. PROBLEM OF RELATION BETWEEN ONTOGENESIS AND PHYLOGENESIS

SUMMARY

The present article is an attempt to draw up a schematic outline of questions to be studied with a view to obtaining a thorough knowledge of the correlation between ontogenesis and phylogenesis.

There is, at present, a revival of interest for this problem due to the theory of phylembryogenesis established by A. N. Sewertzoff (1912—1931) and developed in Western Europe by Sedwick (1909), Naef (1917—1931), Garstang (1923), de Beer (1930), Franz (1927—1931), and others.

Ontogenesis is, on the one hand, a reflection of phylogenesis, revealing itself in a series of developmental stages of past history and, on the other, a process that creates phylogenesis. Thus, by studying ontogenesis on extensive comparative material, morphologists have been enabled to establish certain laws of individual development and to understand a number of laws of historical development.

Up-to-date morphology deals with the various ways in which characters arise in ontogenesis and has established various types of phylembryogenesis and recapitulation, which although interpreted in different ways by different authors comprise but three main types of embryonic changes of the structure of organs during their development: 1) the changes in the final stages of morphogenesis, 2) the changes in the medium stages, 3) the changes in the initial germ. In positive cases it is a progressive reorganization of the organs that takes place, in negative cases there are various regressive reorganizations.

1. The task of morphology is, firstly, to revise the ideas of homology. It is necessary to compare consecutive series of ontogenesis from the initial germ of the organ up to its formation and to trace step by step the courses of divergence of homologous organs. Not only the structure, but also the function of the organs at the various stages of individual

development has to be considered; in some cases special experiments are necessary for this purpose.

2. Secondly, a further study must be made of the process of reduction of the organs. This study should proceed along the following lines: 1) further investigations must be made from the point of view of the theory of phylembryogenesis (Sewertzoff); 2) the changes in function of the organs being reduced must be studied by the comparative method; 3) the causes of the reduction of the organs must be investigated by means of experiments (Mashkovtzeff, 1934); 4) a phenogenetic study must be made of defective developments caused by the action of lethal genes.

3. Thirdly, the heterochrony must be studied along two lines: 1) the influence of the changes in the time of the origin of the organ and of its growth rate upon its structure in its adult state (de Beer, 1930; Sewertzoff, 1931; Matveiev, 1929—1932; Garstang, 1923), i. e. the non-regulated heterochrony; 2) the investigation of rate disturbances (acceleration and retardation) as embryonal adaptations, i. e. as regulated heterochrony (Mehnert, 1895; Oppel, 1898; Keibel, 1895; Kryžanovsky, 1935). These investigations will make it possible to approach the study of phylogenetic as well as of embryonic (morphological according to Schmalhausen, 1935) correlations (Plate) or coordinations (Sewertzoff). The acceleration of the development of the organ is due to an earlier functioning which necessitates correlative changes in coordinated organs (either corresponding or contrary ones — Sewertzoff).

A special problem is that of caenogenesis. It is necessary to analyse the meaning of this term as in the course of historical development — beginning with Haeckel — various processes have been referred to it. Embryonic adaptations must be placed into a separate group. These are embryonic changes that take place in the course of the adaptation of the embryo to the special conditions of existence during the embryonic or larval period and which are necessary for the organisms only during the embryonic period and are not preserved in the adult forms. It is necessary to make a systematic study of embryonic adaptations and to classify them according to their origin in the course of evolution, which constitutes a special problem viz. the evolution of ontogenesis. It is proposed to divide embryonic adaptations into two groups.

I. New formations, connected with the evolution of the maternal organism (for instance, the membranes of the egg).

Altered forms, such as special embryonic adaptations of the embryo, which in their turn are divided into provisory organs, such as new organs formed in the embryo, independently of the adult forms and ancient palingenetic characters of ancestors preserved in the embryo in connection with their functioning during the embryonic period.

Lastly, it is necessary to place into a special group the post-embryonic changes connected with age which play very important role in the ontogenesis of systematic characters helping to explain the origin of the characters of small systematic categories (von Baer, 1828 and Sewertzoff, 1927) and which are of importance for ascertaining the role of the function of organs in the process of morphogenesis in ontogenesis and phylogenesis (Mashkovtzeff, 1934).

II. The majority of morphological laws of the ontogenesis and phylogenesis have been established on vertebrata. In regard to the study of the morphology of other types animals there is a wide field open for investigation along all above mentioned lines. Besides these there arise specific tasks such as, for instance, the problem of the correlation between direct and indirect development.

III. The tasks of systematics in zoogeography and ecology in studying the problem of correlation of ontogenesis with phylogenesis may be characterized by the following questions:

1) The studying of ontogenesis of the colour of animals which may help to discover the genetic relation of groups: e. g. in many cases the recapitulation of the colour characters of the ancestor can be ascertained in the colour of the descendants.

2) It is necessary to study age changes in the structure of the mammalian skull taking into consideration the laws of correlative development.

3) Of special importance is the question of the origin of systematic characters in ontogenesis for the purpose of developing the law of von Baer, i. e. the problem of the divergence of characters in the ontogeny from the point of view of evolution.

4) The analysis of embryonic adaptations is of the greatest importance for ascertaining the systematic position of larval forms.

IV. The task of palaeozoology in the problem of relation between onto- and phylogenesis is concentrated in the analysis of the separation of the historical series (Ahnenreihen) from the graded series (Stufenreihen) according to the terminology of Abel the range in the verifying of recapitulations established by morphologists in the ontogenesis on genetic series of ancestors. Lastly, the ontogenesis of fossils is of the greatest interest, i. e. the study of age changes in the structure of the skull and other parts of the skeleton.

V. The application of the experimental method in studying the problem of onto- and phylogenesis is essential. The further successful study of the mechanics of development requires an approach from the point of view of evolution possible only when a large amount of comparative material has been accumulated on various animals connected with each genetically. When the comparative method of investigation is applied, the mechanics of development may be very useful in the prob-

lem of onto- and phylogenesis to decide the question regarding the evolutional interrelations of dependent and independent development. Experimental investigation is also required on the problem of embryonic correlations for the purpose of ascertaining the action of the determining source as well as the reaction of the material determined. Lastly, the role of the function of organs in onto- and phylogenesis is of great importance in the process of the morphogenesis of organs, and also requires the use of an experimental method of investigation.

VI. Genetics, which is studying the phenomena of variation and heredity cannot avoid the problem of the recapitulation of characters, i. e. the problem of ascertaining the laws of heredity by which the structural features of the ancestors are maintained in the ontogenesis of their descendants. The attempts of some geneticists, however (Bromen, 1930; Haldane, 1932) to explain recapitulation from a genetic point of view have not been sufficiently proved.

The importance of genetics in the elaboration of the theory of phylembryogenesis is very great. The study of the development of embryos with lethal genes and the further development of the phenogenetics of various morphological mutant characters, will make it possible to find a genetic explanation of the various means of phylembryogenesis (Schmalhausen, 1934). The selection of the object of investigation is of the greatest importance for the solving of these questions.

VII. The necessity of an exhaustive study of the evolution of form and function requires a reconstruction of the problems relating to the physiology of animals, changing it from a static physiology to an evolutionary one. The latest investigations carried out in the USSR by academician L. A. Orbeli and H. S. Koshtoyantz have shown the efficiency of the comparative method in the study of physiological functions and the important part played by evolutionary physiology in solving the problem of the relation between onto- and phylogenesis.

Institute of Evolutionary Morphology.
Academy of Sciences.
Moscow. USSR.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. П. ВОЛАРОВИЧ

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ НА СОКРАЩЕНИЕ МЫШЦЫ ЛЯГУШКИ (МЕТОДИКА)

(*Представлено академиком* П. П. Лазаревым)

Автор исследовал влияние гидростатического давления на нервно-мышечный препарат лягушки.

В камере высокого давления в масле подвешивался исследуемый препарат, нагружался 18.5 г и подвергался раздражению электрическим током в 50 периодов. При давлении 150 кг/см² нервно-мышечный препарат оказывается работоспособным. Из 17 препаратов у 11 наблюдалось повышение порога чувствительности при давлении. Последнее автор объясняет повышением концентрации ионов в связи с уменьшением объема мышцы при давлении.

Введение

Известен ряд работ, посвященных изучению влияния давления на живые организмы, на отдельные препарированные ткани животных и на скорость течения реакций органических соединений. Из числа последних, также представляющих интерес для биофизики, следует отметить процессы, изученные Рентгеном (1), Ротмундом (2), Штерном (3), которые наблюдали инверсию тростникового сахара и некоторые другие органические реакции под давлением до 500 кг/см². Обширные работы Когена и его сотрудников по изучению органических реакций под давлением до 1500 кг/см² изложены в книге Когена (4) «Пиэзохимия» и в обзорной статье Месвельда и де-Мееструа (5). Большой интерес представляют описанные в монографии Бриджмена (6) наблюдения влияния давления на микроорганизмы. Эксперименты, проведенные на Опытной сельскохозяйственной стан-

От редакции. Признавая помещенный в статье проф. М. П. Воларовича материал чрезвычайно интересным, проф. Х. С. Коштоянц считает, однако, что библиография указана автором статьи в недостаточном размере. В частности проф. Х. С. Коштоянц обращает внимание на недавно опубликованную по этому вопросу сводку (Mc Keen Cattell, The Physiological effects of pressure, Biolog. Review, v. 11, № 4, 1936), которая, впрочем, появилась после сдачи автором его статьи и освещает вопрос гораздо шире.

ции в Виргинии и подтвержденные наблюдениями в лаборатории Бриджмена, показали, что некоторые микроорганизмы не погибают даже при давлениях в несколько тысяч кг/см². Хлопин и Тамман [7] еще ранее обнаружили это для ряда бактерий. Однако, повидимому, первые опыты в этом направлении поставил фон-Штейн в Москве в 1895—1897 гг. Он также пришел к заключению, что низшие организмы могут выдерживать давление в несколько тысяч атмосфер. Далее, Дэвис [8] показал, что всхожесть семян (белый клевер) после обработки их давлением в 1000—2000 кг/см² повышается с 20 до 95%. Интересны данные Бриджмена [9] о свертывании белка яйца и протеидов мяса при давлении в 6000 кг/см² при комнатной температуре, а также изученные Конантом [10] превращения карбоксигемоглобина в форму, не растворимую в воде, но растворимую в щелочах при давлении в несколько тысяч кг/см².

Из числа исследований влияния давления на мышцы необходимо указать на следующее. Чермак [11] нашел, что если часть изолированной мышцы подвергнуть одностороннему давлению, то эта часть оказывается более работоспособной, чем соседняя, свободная от давления часть. Фредерик [12] указывает, что нервы под давлением вначале теряют способность проводить возбуждение. Далее, Эббеке [13], применяя гидростатическое давление в несколько сот кг/см², нашел, что давление в 300—350 кг/см² вызывает сокращение мышцы и, следовательно, может считаться механическим раздражителем. Повреждения мышцы при этом не обнаруживалось. При давлении меньше 300 кг/см² эффект сокращения не наблюдался, тогда как при локальном давлении на нерв оказывается достаточным давление в 4 кг/см². Возбуждающее действие давления Эббеке объясняет диссоциацией ионов, которая приводит к повышению их концентрации [1].

Весьма интересна также работа Эдвардса и Мак-Каттеля [14], которые наблюдали действие давления до 60 кг/см² на ритмические сокращения изолированного сердца лягушки, черепахи и собачьей акулы (dogfish). Гидростатическое давление всегда стимулировало деятельность сердца — амплитуда сокращения увеличивалась на 92%. Период при этом уменьшался в среднем на 8%. Авторы так же, как и Эббеке, считают, что главная причина заключается в диссоциации ионов.

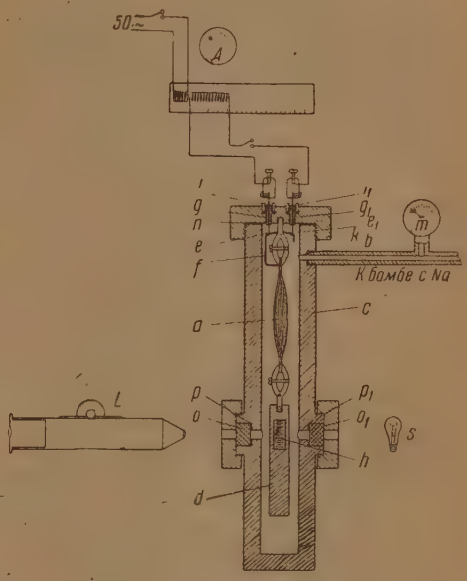
На основании изложенного представлялось интересным, в связи с ионной теорией возбуждения акад. П. П. Лазарева, изучить влияние гидростатического давления на нервно-мышечный препарат лягушки.

---

[1] В журнале Pflüger's Arch, № 1, 1936 напечатан ряд статей Эббеке, в которых изложены дальнейшие исследования влияния давления на ткани.

Описание методики исследования

Схема установки высокого давления изображена на фиг. 1. Нервно-мышечный препарат лягушки *a* (*M. gastroknemius*, *Rana temporaria*) подвешивался на специальном зажиме в камере высокого давления *c*. Мышца нагружалась грузом *d* весом 18.5 г (общий вес вместе с нижним зажимом). Сокращение мышцы достигалось путем раздражения электрическим током нерва *f*, положенного на два контакта ee_1, согнутые из платиновой проволоки в виде крючков. Изоляция контактов от корпуса бомбы достигалась фибровыми втулками gg_1, зажатыми посредством медных гаек ii_1. Перед началом опыта отпрепарированная мышца зажималась в зажим *b*, нерв помещался на контакты, после чего гайка *k* навертывалась на корпус бомбы *c*. Во избежание утечки помещена свинцовая прокладка *n*.



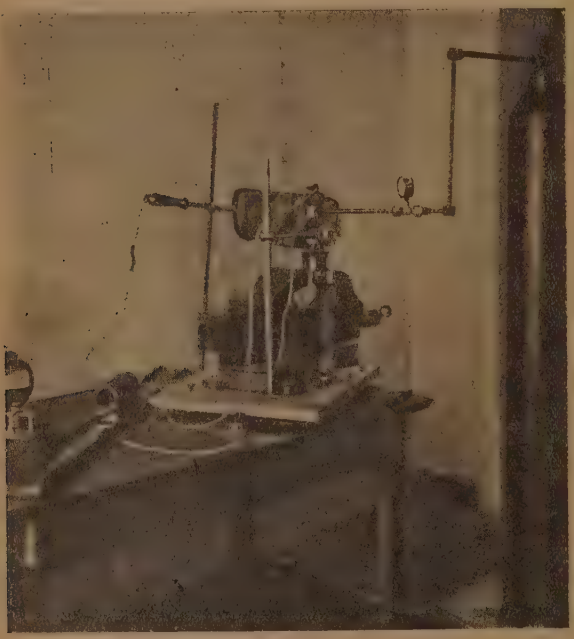
Фиг. 1. Схема установки высокого давления

Наблюдения за сокращением мышцы производились визуальным способом при помощи микроскопа *L* через стеклянные окошки OO_1. Микроскоп давал увеличение в 15—20 раз. Окошки имели форму цилиндров, диаметром 1.4 см и 1 см высоты; прокладки pp_1 устраивались из свинца. Свет от осветителя *s* позволял наблюдать за движением шкалы *h* при сокращении мышцы. Во время опыта плоскость шкалы занимала положение, перпендикулярное к тому, которое изображено на рисунке. Стенки камеры *c*, выточенной из куска тянутой латуни, в самом тонком месте имели толщину 0.7 см, при внутреннем диаметре 1.4 см.

Сокращение мышцы под давлением исследовалось в масляной среде (подсолнечное масло). Источником давления служила бомба с азотом, которая посредством толстостенной медной трубки соединялась с камерой, заключающей препарат. Максимальное давление, с которым производили наблюдения, было 150 кг/см², причем давление отсчитывалось посредством обычного манометра Бурдона *m*.

Раздражение нерва производилось переменным током частотою в 50 периодов с помощью индукционной катушки Дюбуа-Реймона,

первичная обмотка которой включалась в сеть городского тока. Сила тока в первичной обмотке поддерживалась постоянной, что контролировалось амперметром *A*. Отодвигая вторичную обмотку катушки на некоторое расстояние от первичной, можно было устанавливать порог раздражения мышцы. Перед началом опыта отпрепарированная мышца выдерживалась 15—20 мин. в рингеровском растворе. При погружении препарата в масло в камеру высокого давления и мышцы и нерв были обильно смочены раствором Рингера.



Фиг. 2. Общий вид установки высокого давления

На фиг. 2 приведен общий вид установки.

Уже первые опыты обнаружили, что нервно-мышечный препарат оказывается вполне работоспособным под действием гидростатического давления в 150 кг/см². Сокращение мышцы под давлением, при раздражении нерва индукционным током катушки, можно было вполне ясно наблюдать в микроскоп через окошко в камере высокого давления.

Далее, интересно было изучить влияние давления на величину порога возбуждения нервно-мышечного препарата. Количественные опыты такого рода выяснили, что большая часть препаратов обнаруживает увеличение чувствительности под влиянием давления. В табл. 1—6 приведены результаты некоторых опытов, характеризующие повышение порога возбуждения под давлением. В первом столбце этих таблиц представлено давление P в кг/см², во втором — расстояние l по шкале катушки Дюбуа-Реймона, выраженное в сантиметрах, отвечающее порожному раздражению. Увеличение расстояния l означает уменьшение величины индукционного тока, т. е. увеличение порога возбуждения. Сила тока в первичной цепи катушки поддерживалась всегда постоянной ($I=5$ А).

Повышение чувствительности препарата под давлением оказы-

Таблица 1

28 сентября 1935 г.

P	l
0	36.5
120	42.5
0	35
120	41
0	34

Таблица 2

1 октября 1935 г.

P	l
0	51
120	56

Таблица 3

4 октября 1935 г.

P	l
0	69
125	80

Таблица 4

11 октября 1935 г.

P	l
0	22
130	30
0	23
125	29
0	21.5

Таблица 5

26 октября 1935 г.

P	l
0	90
125	105

Таблица 6

26 октября 1935 г.

P	l
0	54.5
125	60
0	56

вается временным, и после прекращения действия давления порог принимает первоначальное значение. При вторичном включении порог снова может повышаться, как это следует, например, из табл. 1 и 4. Для отдельных препаратов величина порога довольно сильно разнится; эти колебания заключались в пределах от 20 до 100 см по шкале катушки Дюбуа-Реймона. Температура во время указанных опытов вариировала от 16 до 20° С.

Необходимо отметить, что все нервно-мышечные препараты повышали чувствительность под давлением. Из числа семнадцати контрольных опытов одиннадцать препаратов показали увеличение порога возбуждения, а шесть не обнаружили никакого эффекта давления. У этих последних, после включения давления, отсчет по шкале катушки оставался постоянным в пределах точности 0.5 см. Следует подчеркнуть, что ни в одном случае не было замечено понижения порога чувствительности под давлением.

Изложенные выше результаты находятся в согласии с приведенными в начале статьи литературными данными. Что же касается причины повышения порога под влиянием давления, то, повидимому,

этот эффект можно было бы, с точки зрения ионной теории возбуждения акад. П. П. Лазарева, объяснить также увеличением под действием давления концентрации одновалентных ионов. Для доказательства этого представляется интересным поставить специальные исследования влияния давления на электросопротивление нерва.

С другой стороны, эффект повышения порога возбуждения нервно-мышечного препарата под давлением следовало бы увязать с вопросом об изменениях объема мышцы при сокращении. Если объем мышцы уменьшается при сокращении, что можно считать доказанным в последнее время опытами Эрнста ([16]), Мейергофа и Меле ([17]) и Гартмана ([18]), то влияние давления становится понятным. Под действием гидростатического давления невозбужденная мышца сжимается, чем и стимулируется сокращение.

В заключение я позволю себе выразить искреннюю благодарность акад. П. П. Лазареву за предложение темы и многочисленные ценные советы. Глубокую признательность я выражаю также д-ру Г. Г. Яуре за ряд ценных указаний.

Всесоюзный институт экспериментальной медицины.
Отделение биофизики.
Москва.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Roentgen W. C., Wied. Ann., 45, 98, 1892.
[2] Rothmund V., Otver. af. Konig. Vet. Akad. Förhand. Stock., 53, 25, 1896.
[3] Stern O., Wied. Ann., 59, 652, 1896.
[4] Cohen u. Schut, Piezochemie kondensierter Systeme, Leipzig, 1919.
[5] Moesveld A. L. T. u. de Meester W. A. T., Zs. phys. Chem., 138, 169, 1928.
[6] Бриджмен П., Физика высоких давлений, пер. с англ. проф. М. П. Воларовича, ГТТИ, 1935.
[7] Chlopin u. Tammann G., Zg. für Hyg., 14, 171, 1903.
[8] Davies P. A., Amer. J. of Bot., 15, 149, 1928.
[9] Bridgman P. W., J. Biol. Chem., 79, 511, 1914.
[10] Bridgman P. W. a. Conant J. B., Proc. Nat. Acad. Sci., 15, 680, 1929 Conant J. B. a. Tonberg C. O., J. Amer. Chem. Soc., 52, 1659, 1930.
[11] Tschermak, Pflüger's Arch., 91, 217, 1902.
[12] Fredericq, Arch. intern. de physiol., 13, 311, 1913.
[13] Ebbecke U., Pflüger's Arch., 157, 79, 1914.
[14] Edwards D. J. u. Mc Keen Cattell, Amer. J. Physiol., 84, 472, 1928.
[15] Gaertner G., Pflüger's Arch., 180, 90, 1920.
[16] Ernst E. u. Koczkás J., Pflüger's Arch., 218, 137, 1927; 220, 672, 1928; 235, 389 1935.
[17] Meierhof u. Möhle, Bioch. Zts., 260, 45, 1933; 261, 252, 1933.
[18] Hartmann, Bioch. Zts., 270, 164, 1934; Hartmann u. Meierhof, Pflüger's Arch., 234, 722, 1934.

M. P. VOLAROVICH. THE EFFECT OF HYDROSTATIC PRESSION ON THE CONTRACTION OF FROG'S MUSCLE

SUMMARY

Lower organisms can resist a pressure of several thousand atmospheres. According to Ebbecke a hydrostatic pressure of several hundred kg/cm² produces a contraction of the muscle and may be considered as a mechanical irritator; no damage of the muscle being observed as a result. The author made a study of the effect of hydrostatic pressure on the nerve-muscular preparation of a frog.

The preparation was suspended in a high pressure chamber and the muscle was loaded with a 18.5 g weight. The contraction of the muscle was achieved by irritation produced by means of an electric current (50 cycles). The observation of the muscle contraction under the pressure was carried on visually by means of a microscope. The contraction of the muscle under pressure was investigated in an oil medium. As a source of pressure served a bomb with nitrogen. Before starting the experiment the preparated muscle was kept for 15—20 minutes in Ringer's solution. The experiments have shown that under the influence of hydrostatic pressure of 150 kg/cm² the nerve-muscular preparation proves to be active. An investigation of the thresholds of sensitiveness disclosed an increase of sensitiveness under the effect of pressure.

This increase of sensitiveness proved to be temporary and after the cessation of pressure assumed its original value. Out of seventeen nerve-muscular preparations six failed to manifest the effect of the increase of sensitiveness.

The author is of the opinion that the increase of sensitiveness in the preparation under the effect of hydrostatic pressure is due to an increased concentration of univalentious basing this explanation by a decrease of the muscle volume under the pressure.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

H. J. MULLER

THE NEED OF PHYSICS IN THE ATTACK ON THE FUNDAMENTAL PROBLEMS OF GENETICS

In the following article I have attempted to summarize, for the physicist, some of the outstanding conclusions which biologists have been able to draw cocnerning the nature and properties of genes. The gene occupies such a pivotal position in biology, and its properties seem so unusual from the physical standpoint, that this special description for the physical scientist is offered in the hope that he may be able to make some contributions in explanation of gene phenomena, or to suggest some fresh modes of approach. At the same time the findings may not be without interest from the standpoint of physics itself.

The evidence obtained by geneticists indicates that it is in the tiny particles of heredity — the genes — that the chief secrets of living matter as distinguished from lifeless are contained, that is, an understanding of the properties of the genes would bridge the main gap between inanimate and animate. Such a study would be of intense interest from the point of view of physics as well as of physical chemistry and organic chemistry, for it is already known that these genes have properties which are most unique from the standpoint of physics and of the sciences related to physics. So peculiar are these properties that physicists, when first confronted with them, often deny the possibility of their existence. Yet there is really no doubt of the truth of the biologists, findings concerning the genes, so it may well be that an elucidation of them may throw light not only on the most fundamental questions of biology, but even on fundamental questions of physics as well. I am therefore making this plea to physicists in the hope that they will interest themselves more actively in these problems of such vital importance to both our fields.

To grasp the problems involved in the study of the gene it should first be explained that genes are particles of sub-microscopic volume, probably of the order of about one twentieth of a micron in length, and considerably less in their other diameters, possibly or probably of protein composition, and bound to one another in line, single file, so as to form solid threads («chromonemas»). These threads are usually

many microns long and thus comprise thousands of these genes, each gene in the chain usually being different in its composition and chemical function in the cell from every other gene. The nucleus of the cell contains a specific number of these gene-chains, often in more or less spirally coiled form. All these genes not only exist in the reproductive cells and constitute the ultimate particles of heredity, but they also exist in all the other cells of any living body and, as mentioned in the preceding, they probably constitute the ultimate particles of life itself. Through the varied reactions of the different kinds of genes with the various surrounding materials of the protoplasm, the basis is laid for the production of the various chemical substances and for the carrying on of the various chemical processes and for the determination of the various morphological structures, peculiar to each cell.

Now, the most spectacular property of the gene, from the standpoint of physics, is its property of specific auto-attraction of like with like. In explanation of this, no physicist has ever yet been able to offer any plausible hypothesis. The attraction in question has an opportunity of exerting itself, owing to the fact that in most cells there exist at least two gene-chains of each kind (one having been originally derived from the mother of the organism, the other from the father). That is, if we may represent the genes in one of the gene-chains in a cell as A, B, C, D, etc., in that order, then there is present somewhere else in that cell another gene-chain having genes of identical composition: A, B, C, D, etc., in the same order. Besides this, there are other gene-chains which we may represent as L, M, N, etc., T, U, V, etc., and of each of these long chains or chromonemas the cell contains two representatives. Now, under certain conditions, it becomes evident that each gene forms the center of a specific field of attractive force, for then gene A tends to come together with the other A, B with the other B, L with L, M with M, and so on. We know that this must be true, even though the individual genes are too small for us to see, because we can see that the gene-chains as a whole tend to come together in this way, like with like, so that one ABCD comes into side-by-side contact («conjugates») with the other, one LMN with the other LMN, etc. They always do this in such a way as to be oriented in the same direction, the A end of one chain next to the A end of the partner chain, not next to the other end. Moreover, if through some prior accident one or more of the chromonemas (gene-chains) has previously become broken at any point (or even if several breaks have occurred and the fragments have then united together again in a different way than before, so as to have the genes arranged in a new order), still the corresponding segments tend to come together, like with like. Thus the attraction is in no wise a property of the chain as a whole but purely of the individual, constituent genes.

Unlike the ordinary forces of adsorption known to the physical chemists, these gene forces are of such range as to act over visible microscopic distances. In doing so, moreover, they must in some way interpenetrate one another in many directions, since the forces of attraction of many genes must be traversing the same space at the same time. And despite this interpenetration, these forces must somehow preserve their directions and their specificities. It is probable that this force of auto-attraction exists, to some extent at least, at all times, but it is sometimes prevented from expressing itself by the simultaneous existence of a non-specific repelling force of a different nature, the latter probably caused by electrical charges. It has not yet been found feasible under the conditions of biological work to make quantitative studies, after the physicists fashion, of the nature of the force of gene attraction: studies of its variation of intensity with distance; of the effect of varying conditions upon it; of its direction; of its speed of propagation; of the possible interference with one another of the forces emanating from different genes; of its possible polarization, etc. It is probable, however, both from theoretical considerations and from the observed tendency of like strands to conjugate by twos, even when more than two are present, that the force does not issue in a radially symmetrical manner but that a certain side-surface of the gene tends to attract a specific side-surface of the other, like gene. We would like physicists to search the possibilities of their science and tell us what kind of forces these could be, and how produced, and to suggest further lines of approach in their study.

It is not unlikely that a solution of the above physical mystery would also throw much light on the nature of that property of the gene which is most peculiar and spectacular from the standpoint of the chemist. This second peculiar property is that of a u t o - s y n t h e s i s. That is, each gene, reacting with the complicated surrounding material enveloping all the genes in common, exerts such a selectively organizing effect upon this material as to cause the synthesis, next to itself, of another molecular or super-molecular structure, quite identical in composition with the given gene itself. The gene is, as it were, a modeller, and forms an image, a copy of itself, next to itself, and since all the genes in the chain do likewise, a duplicate chain is produced next to each original chain, and no doubt lying in contact with a certain face of the latter. This gene-building is not mere «auto-catalysis», in the ordinary sense of the chemist, since reactions are not merely speeded up that would have happened anyway, but the gene actually initiates just such reactions as are required to form precisely another gene just like itself; it is an active arranger of material and arranges the latter after its own pattern.

The analogy to crystallization hardly carries us far enough in ex-

planation of the above phenomenon when we remember that there are thousands of different kinds of genes, i. e., of genes having different patterns, in every cell nucleus, and that each of these genes has to reproduce its own specific pattern out of surrounding material common to them all. When, through some micro-chemical accident, or chance quantum absorption, a sudden change in the composition («pattern») of the gene takes place, known to biologists as a «mutation», then the gene of the new type, so produced, reproduces itself according to this new type; i. e., it now reproduces precisely the new pattern. This shows that the copying property depends upon some more fundamental feature of gene structure than does the specific pattern which the gene has, and that it is the effect of the former to cause a copying not only of itself but also of the latter, more variable features. It is this fact which gives the possibility of biological evolution and which has allowed living matter ultimately to become so very much more highly organized than non-living. It is this which lies at the bottom of both growth, reproduction and heredity. We would like the physical chemists to work on this problem of auto-synthesis for us, but it may well be that a further elucidation, by the physicists, of the property of auto-attraction of genes would greatly help in the explanation of this auto-synthesis also.

The reason why I think there may be a relation between the two properties is this (4). If the attracting principle of like for like, which we already know to be possessed by the gene considered as a whole, extend also to more elementary parts of the gene, to «blocks» whose differences in arrangement constitute the specific differences in gene pattern whereby one gene differs from another and which form the basis of the mutational changes, then, if we suppose that representatives of these more elementary «blocks» exist in scattered disorganized form in the space surrounding the genes, it can be seen that each gene-part or «block» would tend to attract to itself another, like part, and so a second group of parts would gather next to the original gene in the same pattern as in the latter, in much the same way as, on a still grosser scale, each chromonema as a whole builds up a second chromonema, having its individual genes identical with and arranged in the same order as in the first one. If, then, the auto-attraction holds not merely for genes as a whole but also for gene-parts, the auto-synthesis of a gene as a whole would be largely explained in terms of this auto-attraction. (Of course we should in this case still be left with the problem of the synthesis of the gene-parts, but this might be simpler as they might be of relatively limited number.) It is tempting to think that this suggestion is true, in view of the great uniqueness both of the property of auto-attraction and of auto-synthesis, and in view of the possession by both of certain common, striking features: namely, auto-specificity,

and the property of retaining this auto-specificity in spite of the changes called mutations. For it is to be noted that in the case of the auto-attraction also, we must suppose that when one of those rare changes called a mutation occurs, the new gene has a changed kind of attraction, such that it now attracts preferentially another gene having a pattern like that of its new self, not one with a pattern like that of its old self. Thus, the auto-attraction of the gene, just like its auto-synthesis, must depend upon some fundamental feature of the gene structure, which persists despite the secondary changes in pattern (mutations). And this fundamental feature must be instrumental not only in producing an attractive force in general, but in determining that this attraction shall somehow express, in its specificity, both the fundamental structure itself and also those other details of pattern which vary independently of this fundamental structure. In the face of such problems, the biologists must perforce call to the physicists and the physical chemists.

In the solution of these problems, and of the general problems of gene composition, one possible line of approach might be through the study of x-ray diffraction patterns. Preliminary studies of this nature upon the proteins of hair have been made by Astbury and others ([1,2,3]), at Leeds, but studies of such proteins may be a far call from the study of the gene. But it may be possible for gene material to be used in such investigations. For there exist, in some of the cells of flies, bundles of identical chromonemas conjugated together in hundreds, and these bundles are so large that they might even furnish material for an x-ray diffraction study if we had people of sufficient physical training, combined with biological interest, to tackle such a job. Of course, there may be much material extraneous to the genes themselves, contained in such a bundle of chromonemas, but they are at least more nearly the material we are seeking than is any other morphologically separable constituent of the cell. It might also be objected that every gene is different from every other, along the length of the chain, and that therefore we would be studying, at best, a great mixture of gene materials. Nevertheless, as above stated, there must be much in common to the structure of all genes and these common features might give results in such a study. Needless to say, it would also be desirable to have parallel studies on such material carried out by the methods of the chemists.

In the past year the opportunity has also arisen of obtaining from another source material which may serve our present purpose. This possibility arises out of the discovery by Stanley and Loring ([8,9]), that the substance (or «organism») causing the so-called mosaic disease of tobacco, and likewise that of tomato (and doubtless of various other higher organisms), may be obtained in crystalline form, apparently as

a pure protein. We judge that this material has the properties of a gene, inasmuch as it can reproduce itself, i. e., it can undergo auto-synthesis when present in a cell, and it is probably mutable, since different «species» of it are known. We may provisionally assume, then, that it represents a certain kind of gene. The weight of its giant molecule is of the order of several million, and this agrees as well as could be expected with the very approximate estimates of size hitherto made for the genes of flies. As this substance can be obtained in some bulk and in apparently pure form, it will be very important to carry on an active investigation of it not only from a purely chemical standpoint, but also from a physical standpoint, with special reference to the problems above raised. Among other things, x-ray diffraction studies of it should be attempted by competent specialists in this field of physics.

I have tried in the above to lay emphasis on the most outstanding problems of physical and physico-chemical science which the geneticist has found himself confronted with, and which he is practically unable to attack by means of the methods familiar to him. I have omitted a discussion of the very important problem of the way in which changes in genes — mutations — occur. Although this is a matter in which the aid of physicists is invaluable to us, the methods of genetics and physics combined — investigations of the frequency and character of mutations under varying conditions and with varying doses of irradiation — have already given valuable results. They have shown, for example, that the mutations produced by high frequency irradiation are the results of single ionizations, and that the whole process from ionization to mutation must be rather sharply circumscribed in space. Through such studies we may be able to learn more about the nature of these variable features of the gene pattern, which determine the specific properties of one gene as distinguished from another one, and which are in a sense independent of those fundamental features of its composition which give it its properties of auto-attraction and auto-synthesis. It is in this field of mutation that the physicist is to-day most actively and fruitfully helping the geneticist.

There are also many other physical questions before the geneticist, such as that of the nature of the non-specific repulsive force which exists between chromonemas, especially at certain periods and in certain portions of them; the nature of the coiling and uncoiling of these threads and of all the varous motions and physical and physico-chemical changes which they undergo in their complicated life history. There is the question of what holds the genes together end to end, in single rows; how these chains may become broken and the pieces stuck together again, etc. There is the question of the manner in which they produce their effects upon other substances in the cell — probably by a kind of enzyme action — so as to act as the determiners of the pro-

perties of the cell and of the organism as a whole. And there is the problem of the so-called «position effect», i. e., the fact that the arrangement of the genes in the chromonema with respect to each other has an important influence upon the kind of effects which these genes exert upon the surrounding substances. Possibly this «position effect», too, is related to the property of gene attraction. All these questions, however, important though they be, nevertheless seem secondary in comparison with the problems of auto-attraction and of auto-synthesis themselves, and of the structure giving rise to them, and with the related problem of the nature of those changes (mutations) which the gene undergoes, which do not disturb these two properties. It is becoming recognized nowadays that the gene is the basis of life. These two properties, including the fact of their undisturbability by mutation, lie at the basis of the gene. The geneticist himself is helpless to analyze these properties further. Here the physicist as well as the chemist must step in. Who will volunteer to do so?

Institute of Genetics.
Academy of Sciences.
Moscow. USSR.

Received
March, 1936.

REFERENCES

1 Astbury W. T. and Lomax R., An x-ray study of the hydration and denaturation of protein, J. Chem. Soc., June, 1935.
2 Astbury W. T. and Sisson W. A., X-ray studies of the structure of hair, wool and related fibres. III. The configuration of the keratin molecule and its orientation in the biological cell, Proc. of Royal Soc., London, 150, p. 533—551, July, 1935.
3 Astbury W. T. and Woods H. J., X-ray studies of the structure of hair wool and related fibres. II. The molecular structure and elastic properties of hair keratin, Phil. Trans. Royal Soc., London, 232, p. 333—394, June, 1933.
4 Muller H. J., Variation due to change in the individual gene. Read before Amer. Soc. Nat. at Toronto, December, 1921; Amer. Nat., 56: 32—50, 1921.
5 Muller H. J., The gene as the basis of life. Read. before Int. Congr. Plant Sci. at Ithaca, 1926. Publ. 1929 in Proc. Int. Congr. Plant Sci., I: 897—921, 1929.
6 Muller H. J., The enigma of the gene and of its mutation. Address at Franklin Inst. Phil. (M. S. unpublished, 20 pp.), December, 1928.
7 Muller H. J., On the dimensions of chromosomes and genes in Dipteran salivary grands, Amer. Nat., 69: 405—412, 1935.
8 Stanley W. M., Isolation of a crystalline protein possessing the properties of tobacco-mosaic virus, Science, 81, № 2113: 644—645, 1935.
9 Stanley W. M. and Loring H. S., The isolation of crystalline tobacco-mosaic virus protein from diseased tomato plants, Science, 89, № 2143: 85, 1936.

Г. Г. МЕЛЛЕР. НЕОБХОДИМОСТЬ ФИЗИКИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ОСНОВНЫХ ПРОБЛЕМ ГЕНЕТИКИ

РЕЗЮМЕ

Автор отмечает, что мельчайшие частицы наследственности, называемые генами и представляющие собою, повидимому, большие

протеиновые молекулы, обладают весьма удивительным свойством, а именно: самопритяжением. Два гена тождественного строения притягивают один другого даже более, чем на микроскопическом расстоянии, и это притяжение сильнее того, которое они могут произвести на другие гены отличающегося от них состава. Таким образом возникает вопрос о том, как эти различные специфические силы, выделяющиеся из тысяч различных генов сразу, могут взаимно проникнуть одна в другую в одном и том же поле таким образом, чтобы действовать на расстоянии, не теряя своей свойственной исключительно им специфичности.

Наряду с этим свойством самопритяжения гена стоит его свойство автосинтеза, причем каждый ген действует на окружающую среду, организуя поблизости материал из нее по точному своему подобию. Так как автосинтез, подобно самопритяжению, продолжает существовать независимо от мутации, он должен зависеть от постоянного свойства или свойств самой конструкции гена, что позволяет его изменчивым свойствам входить в определение специфичности результирующих сил автосинтеза.

Отмечено, что если свойство самопритяжения характеризует не только ген в целом, но и каждую из многих отдельных частей его, из которых ген составлен и строение которого представляет изменчивую форму гена, то самосинтез гена в целом может получить истолкование в выражениях свойства самопритяжения. Это побуждает прежде всего изучить свойства самого самопритяжения, и здесь помощь физика является существенной.

Можно предположить несколько направлений физических и физико-химических исследований генного материала с целью получения данных относительно вышеизложенных и других проблем гена. Среди них, например, может быть указана дифракция х-лучей в вопросе изучения хромосом слюнных желез мух и кристаллических протеинов, вызывающих мозаичные вирусные болезни некоторых растений. Могут быть предприняты и другие физические и химические исследования в этих двух группах предметов. Но биолог оказывается сравнительно беспомощным перед лицом таких работ и взывает о помощи к физику.

Результаты исследования этих проблем могут представить интерес не только для биологов, но и для самих физиков, вследствие того, что принципы физики едва ли достаточны, по крайней мере на первый взгляд, для объяснения очень больших особенностей физического и химического поведения гена.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

П. А. ШВАРЦ

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КАРТОФЕЛЯ

I. Межвидовые гибриды (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*

(*Представлено академиком* **Н. И. Вавиловым**)

Автором проведена работа по цитогенетическому исследованию межвидовых гибридов картофеля с целью изучения формообразовательного процесса в роде *Solanum*. Получены гибриды (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × × *S. acaule*. В гибридах *S. acaule* участвует впервые как отцовская форма.

В гибридах *S. phureja* имеет место гетерозис.

В профазе редукционного деления образуется различное число бивалентов.

В метафазе I редукционного деления в материнских клетках пыльцы встречается больше 12 бивалентов, 1—2 тривалента и унивалентны.

Картофель представляет большой интерес не только с практической, но также и с теоретической стороны. Род *Solanum* включает большое число полиплоидных видов и может служить хорошим объектом для решения некоторых общих цитогенетических вопросов, свойственных и другим растениям. В Лаборатории генетики и селекции Белорусской Академии Наук проводится работа по цитогенетическому исследованию межвидовых гибридов картофеля с целью изучения формообразовательного процесса в роде *Solanum*. В настоящей статье мы коснемся только анализа тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii* × *S. acaule*), где *S. acaule* участвует как отцовская форма. Этот гибрид, насколько нам известно, получен впервые.

В 1934 г. мы имели на опытном поле около 15 номеров F_1-гибридов *S. phureja* × *S. Rybinii*, которые послужили материнской формой для данного скрещивания.

По своим морфологическим признакам F_1-гибриды *S. phureja* × × *S. Rybinii* представляют довольно пеструю картину. Особенно сильно вариирует размер, форма и окраска клубней, глубина, форма и окраска «глазков», окраска проростков, пигментация стебля. Что касается формы, окраски листьев и цветков у F_1-гибридов *S. phureja* × *S. Rybinii*, то в данном случае преобладает большинство признаков *S. phureja*. Следует указать, что окраска цветка

у *S. phureja* лиловая, стебель сильно пигментирован, «глазки» глубокие, проростки окрашены, форма клубней продолговатая, асимметричная, клубни окрашены. У *S. Rybinii* цветок белый, стебель не пигментирован, клубни белые, круглые, «глазки» не глубокие, проростки не окрашены.

F_1-гибриды *S. phureja* × *S. Rybinii* имеют цветки лиловые, стебель в различной степени пигментирован. Размер и форма цветка промежуточная. Общий размер растений F_1-гибридов *S. phureja* × × *S. Rybinii* больший, чем родительских форм. Из проведенных нами измерений устьиц листьев, гибридов и их родителей видно, что размер устьиц *S. phureja* (длина 21.05, ширина 17.69 μ) и *S. Rybinii* (длина 23.38, ширина 18.42 μ) гораздо меньше, чем у их гибридов (длина 28.15, ширина 19.03 μ) (табл. 1). Эти данные подтверждают выдвигаемое нами предположение о том, что тут, по всей вероятности, имеет место гетерозис, который проявляется за счет увеличения размеров клеток организма.

Таблица 1

Измерение устьиц гибридов (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* и родительских форм

№	Название видов и гибридов	Число хромосом	Длина в микронах		Ширина в микронах	
			М	От — до	М	От — до
1	*S. phureja*	$2n = 24$	21.05	15.3—30.6	17.69	15.3—21.42
2	*S. Rybinii*	$2n = 24$	23.38	15.3—30.6	18.42	15.3—21.42
3	F_1-гибриды *S. phureja* × × *S. Rybinii* № 141 . .	$2n = 24$	28.15	24.48—33.66	19.03	18.36—21.42
4	*S. acaule*	$2n = 48$	25.83	24.48—27.54	23.26	21.42—24.48
5	Гибрид № 57—28 (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*	$2n = 36$	24.48	18.36—27.54	19.03	18.36—21.42

F_1-гибриды *S. phureja* × *S. Rybinii* также сильно вариирует по своим физиологическим признакам. Наряду с низко-крахмалистыми растениями появляются такие, которые имеют около 16% крахмала (*S. phureja* имеет только 8—10% крахмала). У *S. Rybinii* иногда в отдельных клубнях процент крахмала достигает 20 (1). Вариации в наследовании белка в F_1-гибридах *S. phureja* × *S. Rybinii* были нами описаны в предыдущей работе (2), F_1-гибриды были в разной степени самофертильны. Среди них имелись и такие номера, которые в естественных условиях от самоопыления не давали семян. Наблюдаемые вариации как морфологических, так и физиологических признаков в F_1-гибридах *S. phureja* × *S. Rybinii* могут быть объяснены только гетерозиготностью одного или обоих родителей. Все F_1-гибри-

ды *S. phureja* × *S. Rybinii* были вовлечены в скрещивание с *S. acaule Bitt. var. subexinterruptum*,—дикий картофель из группы *Acaulia*. По своим морфологическим признакам он сильно отличается от других видов картофеля: куст его розетковидный, сидячий, цветок мелкий, окраска венчика синяя, клубни белые. С *S. acaule* известны гибриды только с некоторыми 24 и 48 хромосомными видами полиплоидного ряда, и то в качестве материнской формы; несмотря на свою хорошую фертильность и обильное ягодообразование, *S. acaule* является наиболее морозостойким видом. По данным Букасова, он также относительно вирусоустойчив. Исходя из наличия у *S. acaule* ценных хозяйственных признаков, мы считали полезным вовлечь его в более широкую гибридизационную работу.

Результаты проведенного нами скрещивания F_1-гибридов (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* следующие: несмотря на то, что в скрещивание были вовлечены все номера гибридных растений, только № 141 дал семена. Были получены 2 ягоды по 50—60 семян в каждой. В следующем году были повторены эти же скрещивания, и опять-таки только на растении № 141 завязались ягоды. Повидимому, растение № 141 отличается по своим физиологическим свойствам от остальных номеров гибридов. Полученные семена оказались хорошо выполненными. Семена были высеяны в два приема — зимой в теплице, а весной в парниках под № 57. Всхожесть у них также оказалась хорошей: она доходила до 80%.

По своему габитусу тройные гибриды (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × × *S. acaule* более похожи на *S. acaule*. По большинству признаков, повидимому, доминирует *S. acaule*, только стебель у гибридов более стоячий и размер листа несколько крупнее, чем у *S. acaule*. Окраска цветка вариирует от синей до интенсивно-фиолетовой. Некоторые растения образовали клубни, которые также вариируют по своим размерам, форме и окраске. Имеются светлорозовые, темнорозовые и другие оттенки окраски клубней. Все гибридные растения цвели до поздней осени. При анализе пыльцы оказалось, что процент жизнеспособной пыльцы очень низкий (жизнеспособной мы считаем пыльцу, которая хорошо красится в ацетокармине). Растение № 57—36 показало очень низкий процент жизнеспособной пыльцы, а именно 2.15; самый большой процент дал № 57—19, а именно 6.3 (табл. 2). Ни при искусственном самоопылении, ни при скрещивании с родительскими формами или с другими видами семена не были получены. На некоторых растениях завязались кое-где ягоды, но они оказались партенокарпичными. Найденное в одной из ягод одно щуплое, сморщенное семечко вызывает сильное сомнение относительно своей всхожести.

Для цитологического анализа нами были зафиксированы корешки и бутоны гибридов и родительских форм жидкостью Навашина (10.4.1).

Таблица 2

Процент жизнеспособной и абортивной пыльцы в гибридах (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*

Название гибридов и родительских форм	% абортивной пыльцы	% жизнеспособной пыльцы				Размер пыльцы в делениях по микрометру окуляр 15, об'ектив 40, микроскоп Zeis'a		
		Крупная	Средняя	Мелкая	Всего	Крупная	Средняя	Мелкая
S. phureja	24.64	5.2	77.51	2.65	85.36	8.5	7.5	6.5
S. Rybinii	17.66	12.18	55.84	14.32	82.34	7.75	6.75	6.0
F_1-гибриды № 141 *S. phureja* × *S. Rybinii*	7.3	20.38	50.08	22.24	92.7	8.0	7.25	6.25
S. acaule	—	30.0	60.0	10.0	100.0	9.0	8.0	7.0
(*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* — Номера растений:								
57—7	94.75	1.2	2.66	1.39	5.25	8.25	7.17	5.93
57—12	95.72	0.79	2.17	1.32	4.28	10.35	7.38	6.12
57—19	93.7	1.02	3.9	1.38	6.3	8.7	7.4	5.2
57—21	95.65	1.6	2.1	0.65	4.35	9.16	7.3	5.0
57—28	97.12	0.76	1.28	0.64	2.68	8.02	7.1	5.9
57—36	97.85	0.56	0.96	0.64	2.15	8.12	7.16	6.11

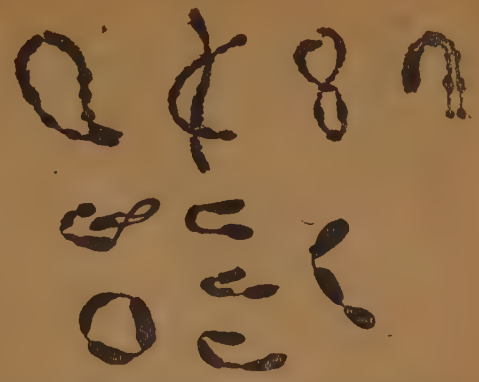
Дальнейшая обработка материала обычная—объекты проводятся через возрастающие спирты, ксилол, парафин и т. д. Препараты окрашивались генцианом, по Ньютону. Пыльца изучалась на временных препаратах в ацетокармине. Измерение устьиц проводилось на приблизительно одновозрастных, вполне развитых и не старых листьях которые фиксировались в 70% алкоголе и в нем же и сохранялись

По данным Рыбина ([3]) и нашим, виды *S. phureja* и *S. Rybinii* имеют по $2n = 24$ и *S. acaule* $2n = 48$ хромосом. В соматических клетках F_1-гибридов *S. phureja* × *S. Rybinii* также насчитывается 24 хромосомы. Редукционное деление у этих гибридов протекает сравнительно нормально. Подсчет хромосом у тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* показал, что $2n = 36$ хромосом (фиг. 1) [(*S. phureja* × *S. Rybinii*) = 12 хром. + 24 хром. из *S. acaule*].

Редукционное деление гибридов, как и следовало ожидать, идет неправильно. Конъюгация хромосом неполная. В ранней профазе ясно видна конъюгация хромосом. Встречались биваленты с одной или с двумя хиазматами (фиг. 2).

Унивалентs также найдены. Число бивалентов вариирует, и трудно точно установить их количество. В метафазе, при наблюдении ее с полюса, найдено около 22—23 хроматиновых образований (телец) (фиг. 3). В поздней метафазе или в ранней анафазе, при наблюдении

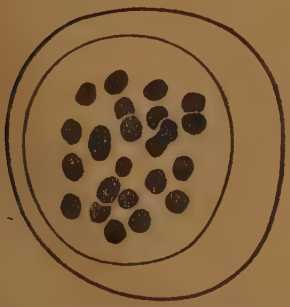
Фиг. 1. Соматическая метафаза из корешка тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × × *S. acaule*



Фиг. 2. Конъюгация хромосом в профазе редукционного деления в материнских клетках пыльцы тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × × *S. acaule*

сбоку, были ясно видны биваленты, а в некоторых случаях и один-два тривалента (фиг. 4, 5, 6). Унивалентов можно было чаще всего встретить от 4 до 6, а иногда и больше.

Учитывая, что с материнской стороны гибриды (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* получили только 12 хромосом, а с отцовской 24,



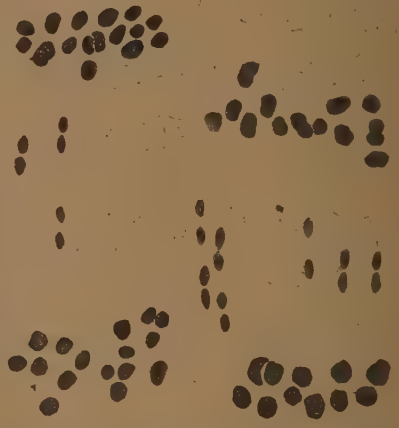
Фиг. 3. Метафаза первого редукционного деления в материнских клетках пыльцы тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*

Фиг. 4. Метафаза, сбоку, первого редукционного деления в материнских клетках пыльцы тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*

а также и то, что в некоторых пластинках были найдены триваленты и меньше, чем 12 унивалентов, можно допустить, что 12 хромосом *S. acaule* конъюгируют с 12 хромосомами *S. phureja* + *Rybinii*, а из остальных 12 хромосом *S. acaule* часть конъюгирует автосиндетически, а 1 или 2 хромосомы, конъюгируя с бивалентами, образуют триваленты. Остальные же из этих 12 хромосом

S. acaule остаются, как унивалеиты. Если исходить из того положения, что основное число хромосом в полиплоидном ряду у картофеля составляет 12, то легко объяснить образование тривалентов, так как гибрид (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* является триплоидом; в этом случае, однако, трудно понять (принимая за основное число 12) наличие больше 12 бивалентов (хотя конъюгация у некоторых бивалентов рыхлая). Если мы согласимся с Müntzing (5), что основное число у *Solanum* является $n = 6$, то нетрудно объяснить образование больше чем 12 бивалентов.

Фиг. 5 и 6. Поздняя метафаза, сбоку, первого редукционного деления в материнских клетках пыльцы тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*



Фиг. 7 и 8. Анафаза первого редукционного деления в материнских клетках пыльцы тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*

Анафаза протекает неправильно, происходит неодновременное расхождение хромосом, некоторые из унивалентов запаздывают, остаются на экваторе, часть их делится в первой анафазе (фиг. 7, 8). Отстающие хромосомы на экваторе являются иногда причиной образования реституционных ядер, которые ведут к образованию диад (фиг. 9). Неправильное расхождение хромосом в первой анафазе ведет к образованию неодинаковых тетрад. В некоторых тетрадах можно видеть различные по размерам микроспоры. Обычно встречается три более крупных и одна мелкая микроспоры.

Фиг. 9. Тетрада и диада тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule*

Микроспоры диад и более крупные микроспоры тетрад, повидимому, являются одной из причин образования более крупных пыльцевых зерен. Благодаря свободному распределению унивалентов в первой анафазе редукционного деления тройного гибрида (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* образуются несбалансированные наборы хромосом. Это ведет вначале к появлению микроспор, а из них же пыльцевых зерен с неодинаковым количеством хромосом. Это, повидимому, является одной из причин образования большого процента абортивной пыльцы.

Выводы

1. Гибриды (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* по общему габитусу похожи на *S. acaule*, но в форме и пигментации стебля, окраске и форме клубней заметно влияние *S. phureja*.

2. В гибридах (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* *S. acaule* впервые участвует как отцовская форма.

3. В гибридах *S. phureja* × *S. Rybinii* имеет место гетерозис, который непосредственно обусловлен большим размером клеток по сравнению с родительскими формами (табл. 1).

4. В профазе редукционного деления образуется различное число бивалентов. В метафазе I редукционного деления в материнских клетках пыльцы встречаются больше 12 бивалентов, униваленты и 1—2 тривалента.

5. Анафаза I редукционного деления протекает с ненормальностями, отстающие униваленты на экваторе иногда делятся. Наблюдаются различные по размерам микроспоры, встречаются диады.

Работа в 1934 г. по межвидовой гибридизации картофеля проводилась нами на опытном поле Белорусской картофельной станции при участии селекционера И. Д. Ничипорчука, а в 1935 г. перенесена на опытный участок Лаборатории генетики и селекции Биологического института Белорусской Академии Наук. Выражаю свою благодарность д-ру Дончо Костову за руководство и помощь в процессе работы.

Биологический институт.
Лаборатория генетики и селекции.
Белорусская Академия Наук.

Поступило
ноябрь 1936.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Букасов С. М., Картофель Южной Америки и его селекционное использование, изд. ВИР'а, 1933.

[2] Шварц П. А. и Кузьмин С. Ф., Исследование картофеля в генетическом аспекте, ДАН, т. I, № 4, 1936.

[3] Рыбин В. А., Кариологический анализ некоторых диких и туземных культурных картофелей Америки, Труды ВИР'а, XX, 1929.

[4] Рыбин В. А., Результаты цитологического анализа культурных и диких картофелей, Труды ВИР'а, 1932.

[5] Arne Müntzing, Studies on meiosis in diploid and triploid Solanum tuberosum. Hereditas XVII, 2, 1933.

P. A. SCHWARZ. ZYTOGENETISCHE UNTERSUCHUNG DER KARTOFFEL

ZUSAMMENFASSUNG

Übergangs-Hybriden (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* sind dem allgemeinen Habitus nach der *S. acaule* ähnlich, aber in der Gestalt und Pigmentierung des Stengels, in der Farbe und Gestalt der Knolle ist der Einfluss von *S. phureja* merklich.

Bei den Hybriden (*S. phureja* × *S. acaule*) ist zum ersten Male *S. acaule* als Vaterform beteiligt.

Bei den F_1-Hybriden *S. phureja* × *S. Rybinii* findet Heterosis statt, welche unmittelbar durch grössere Zellen im Vergleich zu den Elternformen bedingt ist (Tabl. 1).

Nach Rybin's Angaben und den unserigen, haben die Arten *S. phureja* und *S. Rybinii* je $2n = 24$ und *S. acaule* $2n = 48$ Chromosomen. In den somatischen Zellen der F_1-Hybride *S. phureja* × *S. Rybinii* werden auch 24 Chromosomen gezählt. Die Reduktionsteilung verläuft bei diesen Hybriden verhältnismässig normal. Die Berechnung der Chromosomen bei dem dreifachen Hybrid (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × × *S. acaule* hat gezeigt, dass den $2n = 36$ Chromosomen (Fig. 1) [(*S. phureja* × *S. Rybinii*) = 12 Chromos. + 24 von *S. acaule*] entsprechen.

Die Reduktionsteilung der Hybriden geht, wie zu erwarten ist, unregelmässig vor sich. Die Konjugation der Chromosomen ist nicht vollständig. In der frühen Prophase ist die Konjugation der Chromosomen klar zu sehen. Es wurden auch Bivalente mit einem oder zwei Chiasmen gefunden (Fig. 2).

Univalente wurden auch gefunden. Die Zahl der Bivalenten variiert, und es ist schwierig ihre genaue Anzahl festzustellen. In der Metaphase wurden bei Beobachtung vom Pol aus ungefähr 22—23 Chromosombildungen gefunden (Stier) (Fig. 3). In der späten Metaphase oder in der frühen Anaphase waren bei seitlicher Beobachtung klar Bivalente sichtbar, und in einigen Fällen auch eins-zwei Trivalente (Fig. 4, 5, 6). Univalente waren am meisten zu sehen, 4—6 und zuweilen noch mehr.

Wenn wir in Betracht ziehen, dass die Hybriden (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* von mütterlicher Seite nur 12 und von väterlicher Seite 24 Chromosomen erhalten haben, und ferner, dass auf einigen Platten Trivalente und weniger als 12 Univalente gefunden wurden, so kann man annehmen, dass 12 Chromosomen von *S. acaule* mit 12 Chromosomen von *Phureja* × *Rybinii* konjugieren und von den 12 übrigen Chromosomen von *S. acaule* konjugiert ein Teil autosyndetisch, und ein oder zwei Chromosomen, die mit Bivalenten konjugieren, bilden Trivalente. Die letzten von diesen zwölf Chromosomen von *S. acaule* bleiben als Univalente übrig. Wenn man davon ausgeht, dass die Grundzahl der Chromosome in der polyploiden Reihe bei der Kartoffel 12 ist, so ist die Bildung von Trivalenten leicht zu erklären.

da der Hybrid (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* ein Triploid ist; aber dann ist das Vorhandensein (wenn man 12 als Grundzahl nimmt) von mehr als 12 Bivalenten (wenn auch die Konjugation bei einigen Bivalenten locker ist) schwer zu verstehen. Wenn wir mit Müntzing [5] annehmen, dass bei Solanum die Grundzahl $n = 6$ ist, so ist die Bildung von mehr als 12 Bivalenten nicht schwer zu erklären.

Die Anaphase verläuft unregelmässig, ein ungleichzeitiges Auseinandergehen der Chromosomen erfolgt, einige Univalente verspäten sich, bleiben auf dem Äquator zurück, und ein Teil von ihnen teilt sich in der ersten Anaphase (Fig. 7, 8). Die zurückbleibenden Chromosomen auf dem Äquator sind zuweilen der Grund für die Bildung der Restitutionskerne, welche zur Bildung von Diaden (Fig. 9) führen. Das unregelmässige Auseinandergehen der Chromosomen in der ersten Anaphase führt zur Bildung von ungleichen Tetraden. Bei einigen Tetraden kann man verschieden grosse Mikrosporen erkennen. Gewöhnlich sieht man 3 grössere und 1 kleine Mikrospore.

Die Mikrosporen der Diaden und die grösseren Mikrosporen der Tetraden stellen offenbar einen der Gründe für die Bildung der grösseren Pollenkörner dar. Dank der freien Verteilung der Univalente bilden sich in der ersten Phase der Reduktionsteilung des dreifachen Hybrids (*S. phureja* × *S. Rybinii*) × *S. acaule* nicht ausbalancierte Sätze von Chromosomen. Dies führt zum Auftreten von Mikrosporen und aus diesen schon zu Pollenkörnern mit ungleicher Chromosomenzahl. Und dies ist offenbar einer der Gründe für die Bildung eines grossen Prozentsatzes des abortiven Pollens.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. Я. КРАЕВОЙ

ВЛИЯНИЕ УЛЬТРАКОРОТКИХ ВОЛН НА РАСТЕНИЯ

(*Представлено академиком* Н. И. Вавиловым)

В данной статье впервые установлено, какое действие оказывают ультракороткие волны (УКВ) на хромосомы растений в момент начала их жизнедеятельности (прорастание). Изменение хромосом под влиянием УКВ, а также нарушения нормального хода митозов свидетельствуют о том, что УКВ являются довольно мощным трансмутирующим фактором. Кроме того, в статье обсуждается вопрос возможного значения лучистой энергии в формообразовании и эволюции растений. Показано, на основании литературных данных, что основной причиной большого разнообразия форм в центрах формообразования являются не столько космические лучи, сколько сам человек, как фактор аккумуляции в определенных местах генов культурных растений. В заключение выдвигается вопрос использования центров формообразования как естественных лабораторий для исследовательской работы.

В последнее время уделяется большое внимание изучению влияния УКВ на сельскохозяйственные растения. Недавно были опубликованы работы ([19], [20], [21]), фиксирующие внимание на изучении влияния УКВ в отношении ускорения развития и повышения урожайности сельскохозяйственных растений.

Облученные семена огурцов (опыты Куперман) как будто бы дали сокращение вегетационного периода и повышение урожайности; облучение томатов ускорило плодоношение и созревание плодов; облучение хлопчатника ускорило созревание и увеличило урожай; облучение проса сократило длину вегетационного периода. Облучались также семена пшеницы (опыты Шаройко), и полученные результаты как будто бы позволяют говорить об увеличении урожая.

В связи с тем, что этому новому фактору воздействия на растительный организм уделяется такое большое внимание, мы поставили ряд опытов, которые должны дать ответ на следующие вопросы: а) как УКВ влияют на хромосомный аппарат растений и б) могут ли УКВ изменить наследственную основу растения. Эти вопросы мы ставим потому, что они представляют существенный интерес в деле выведения новых сортов сельскохозяйственных растений.

Мы облучали как сухие, так и прорастающие семена различных пшениц и гороха. Необходимо отметить, что при самых различных

дозах УКВ (условия облучения приведены ниже), нам не приходилось наблюдать тех явлений, которые наблюдали Куперман и Шаройко, а именно: сокращения длины вегетационного периода, ускорения созревания и увеличения урожая.

Числа, полученные в вышеприведенных работах ([19, 20, 21]), нисколько не являются убедительными, так как во всех опытах разница между контролем и опытной серией была незначительной, а о статистически достоверной разнице даже не приходится и говорить. Так что, по нашему мнению, было бы слишком преждевременным говорить о том, что УКВ сокращают вегетационный период, увеличивают урожай и т. п. Наши опыты дали возможность получить положительный ответ только на один вопрос: какие изменения производят УКВ в хромосомном аппарате растения.

После успешного применения рентгеновых лучей для получения мутации у плодовой мушки *Drosophila melanogaster* ([1]) и у растений ([2, 3, 4, 5]) было много попыток применить различные лучи и электрические волны в качестве мутагенных реагентов. В первую очередь было обращено внимание на электрические волны различных частот, получаемых при помощи различных генераторов.

Херш и Каррер ([6]) подвергали воздействию электрических волн дрозофилу (285 000 колебаний в 25 сек.) и получили на 26 125 мух 57 аномальных, включая сюда и 5 с пятнистыми глазами; последние передают свои признаки по наследству. Результаты получились, таким образом, неубедительные и не могут итти ни в какое сравнение с данными, полученными при помощи рентгеновых лучей.

Хорлахер ([7]) помещал самцов мушки дрозофилы в поле между двумя медными цилиндрами, при напряжении на них 38 000 V и частоте колебаний 60 циклов в секунду. В этом опыте летальных мутаций (мутации, вызывающие смерть организма) не получено, хотя некоторые изменения отмечены. Этот же автор подвергал самцов дрозофилы воздействию тока (225 000 V, 1 225 000 циклов в секунду) в течение 1 мин. Было сделано 690 скрещиваний для получения леталей, но мутаций не получено.

Шмитт и Оливер ([8]) подвергали дрозофилу воздействию электрических волн длиной в 200 *м*. После такого воздействия фертильных (плодущих) мух осталось 35%. Видимых мутаций или транслокаций на 1607 культур не было, летальных же мутаций было не больше, чем в контроле.

Спреге ([9]) подвергал воздействию электромагнита пыльцу кукурузы и получил в 2—3 раза больше мозаичности, чем у контроля. С увеличением экспозиции увеличивается частота мозаик, но не прямо пропорционально увеличению экспозиции. Этим же способом получены транслокации. Стедлер ([10]), применив этот метод, получил некоторые мутации у ячменя.

Из этого краткого обзора видно, что электрические волны различной длины являются фактором, который может вызывать генотипические наследственные изменения, хотя и не в таком количестве, как это получается при рентгенизации.

В настоящее время имеется большая литература ([11]) по применению УКВ в биологии и медицине. На этой литературе останавливаться не будем, так как она не затрагивает рассматриваемого нами вопроса, интерес же представляет лишь со стороны технической (устройство установок, дозиметрия).

Исходя из того, что длинные электрические волны вызывают в некоторых случаях у дрозофилы, ячменя и кукурузы (см. выше) ценные изменения, мутации, мы решили применить ультракороткие электрические волны (1—10 м) с целью вызвать такие же изменения у пшениц и гороха. В настоящей статье мы остановимся только на том, как воздействуют УКВ на кариотип Pisum.

Подвергались воздействию УКВ начавшие прорастать семена гороха. Семена помещались между двумя конденсаторами генераторной ультракоротковолновой установки на 500 ватт, лампа марки «БК 500», напряжение тока 3000 V на аноде, сила тока в колебательном контуре пропорциональна 4 А. Показание нагрева эталона децинормального раствора фосфорных нейтральных солей в середине между конденсаторами, где помещается объект, равно $126 \cdot 10^7 \frac{эрг}{см^3}$ 10^1. Длительность воздействия была 1, 2, 3, 10 и 15 мин. Облучения проводились сотрудниками Лаборатории лучистой энергии Биогруппы Академии Наук под руководством заведующего лабораторией П. Н. Ульянова.

После воздействия корешки через определенные промежутки времени фиксировались хром-формолом, по Левитскому. Полученные аномалии, вызванные УКВ в соматических клетках гороха, мы классифицировали следующим образом:

а) отставание хромосом в анафазе;
б) образование микронуклеусов;
в) образование разрывов хромосом;
г) фрагментирование хромосом;
д) транслокации;
е) «соматическая редукция»;
ж) псевдомейотическое деление соматических клеток.

Отставание хромосом (фиг. 1) в анафазе получено при обработке прорастающих семян гороха в течение 3 мин., длина волны 4 м, расстояние между конденсаторами равно 12 см, сила тока 4 ампера (с объектом). При таких же условиях обработки прорастающих семян получено дробление-хроматинового материала

ядра, которое ведет к образованию микронуклеусов (фиг. 2). Разрывы хромосом получены при обработке прорастающих семян в течение 10 мин., все остальные условия были те же, при которых получено отставание хромосом и образование микронуклеусов. Эти разрывы являются не обыкновенными фрагментациями, так как оторвавшийся кусок хромосомы находится тут же рядом с хромосомой, от которой он оторвался (фиг. 3), только на некотором расстоянии, в то время как при обыкновенных фрагментациях фрагменты распределяются случайно между хромосомами и не держатся своей основной части хромосомы, от которой они оторваны.

Фиг. 1. Поздняя анафаза. Отставание хромосом, вызванное ультракороткими волнами
× 3000

При этих же условиях обработки проростков получены фрагментации хромосом. На фиг. 4 показана пластинка с фрагментированной хромосомой А, разрыв произошел, по всей вероятности, вблизи нити веретена. Фрагмент β представляет собой оторвавшийся кусок короткого плеча хромосомы А. У хромосомы В также, вероятно, произошел разрыв длинного плеча, фрагменты пунктирными линиями соединены с хромосомой.

При воздействии УКВ получены также и транслокации. Воздействию подвергались прорастающие семена, условия воздействия были те же, что и в предыдущем случае. На фиг. 5 представлен кариотип, подвергнутый воздействию УКВ. При первом взгляде на пластинку мы видим двуплечую хромосому R, которая имеет одно слишком длинное плечо, и вторую хромосому D, которая представляет собой прямую палочку, но гораздо короче нормальной хромосомы (фиг. 6).

Фиг. 2. Телофаза. По клетке разбросаны хроматиновые образования, вызванные ультракороткими волнами, из первых позже образуются маленькие ядрышки (микронуклеусы)
× 3000

Фиг. 3. Метафазная пластинка хромосом гороха (*Pisum sativum*), на которой виден разрыв одной из хромосом (со спутником), вызванный ультракороткими волнами. Оторвавшаяся часть находится вблизи основной части хромосомы
× 3000

Какие же изменения произошли в этом кариотипе? Здесь довольно ясно видно, что произошла транслокация: хромосома D разорвалась, вероятно, вблизи нити веретена, и оторвавшаяся часть присоединилась к хромосоме R (фиг. 5); на рисунке транслоцированная часть хромосомы отмечена особой штриховкой. Остальные хромосомы кариотипа являются нормальными.

Затем отмечено явление «соматической редукции», которое заключалось в том, что хромосомы под влиянием УКВ (условия воздействия те же) становились в пары и в довольно совершенной форме симулировали настоящие биваленты (фиг. 7). Здесь можно было бы выдвинуть возражение, что это просто куски хроматина, получившиеся вследствие разрушительного действия УКВ, но это возражение отпадает, поскольку этих хроматиновых кусков наблюдается всегда семь штук, и притом они все приблизительно одинаковой величины и формы.

Фиг. 4. Метафазная пластинка гороха из меристемы молодого корешка, на которой видна хромосома А и оторвавшийся от нее фрагмент β, в результате воздействия ультракоротких волн. Там же видна разорванная хромосома В, причина та же. ×3000

И, наконец, нам пришлось наблюдать случай, который внешне напоминает второе редукционное деление (фиг. 8). Условия воздействия были следующие: $\lambda = 4$ м, $d = 12$ см, 4 А. На фиг. 8 видно, что получилась тетрада, аналогичная таковой при образовании пыльцевых зерен, но без разделения на дольки. Объяснить это явление можно так: при делении клетки с нормальным диплоидным числом хромосом последние эквационно разделились, а клеточная оболочка не разделилась, и получилась двуядерная клетка; за этим делением последовало второе деление каждого из двух ядер, без последующего деления клетки, и получилась, таким образом, клетка с четырьмя ядрами и, по всей вероятности, с четырьмя наборами соматических хромосом, т. е. с 56 хромосомами. Такого явления нам не приходилось наблюдать даже при облучении прорастающих семян гороха рентгеновыми лучами ([12]).

Если сравнить полученные нами результаты от воздействия УКВ с результатами, полученными нами же (неопубликованные данные) при помощи рентгеновых лучей, то в некоторых отношениях действие этих двух факторов отличается друг от друга. При воздействии УКВ мы получили некоторые изменения, которые не были получены при рентгенизации, а именно: а) «соматическая редукция» и б) псевдомейотическое деление соматических клеток.

На основании этих различий в эффективности рентгеновых

лучей и УКВ можно сказать, что эти два фактора в кариотипе производят не совсем одинаковые изменения.

Из полученных изменений существенный интерес представляет явление «соматической редукции». По литературным данным известны случаи так называемой «соматической редукции» — явления, когда редукция хромосом проходит не на определенном этапе спорогенеза, а вклинивается где-нибудь в спорофите при размножении меристематических клеток растения. Конечно, не исключена возможность, что сродство, свойственное гомологичным хромосомам, может проявиться и за пределами спорогенной ткани, а потому такое явление можно считать логически возможным. И действительно, Не-

Фиг. 5. Метафазная пластинка хромосом из верхушки корешка гороха, подвергнутая воздействию ультракоротких волн, чем была вызвана транслокация. От хромосомы D оторвалась часть и прикрепилась к хромосоме R. На рисунке она заштрихована
×3000

Фиг. 6. Метафазная пластинка из верхушки корешка (нормальная), не подвергавшаяся воздействию ультракоротких волн. Здесь видим нормальное диплоидное число хромосом для гороха (14), все они разбиты на пары (гомологичные хромосомы), каждая пара заштрихована одинаковым узором
×3000

мец ([13]), Люндегорд ([14, 15]) и Шустов ([16]) описали ряд атипических ядерных делений, которые они получили в меристеме, в большинстве случаев, под влиянием различных наркотических веществ. Но толковать это явление, как «соматическую редукцию», вряд ли приходится, поскольку были получены только бивалентоподобные формы хромосом, явлений же псевдоредукции никогда не наблюдалось, не говоря уже о делении полученных атипических фигур на два гаплоидных набора хромосом. Если бы «соматическая редукция» была доказана, то это дало бы возможность по-новому объяснить часть явлений «соматического расщепления».

В нашем вышеизложенном случае имеется семь «бивалентов», дальнейшая судьба которых нам не известна. По крайней мере, просматривая большой материал, нам не приходилось наблюдать, чтобы в дальнейшем наступала редукция числа хромосом. Таким образом нам не приходилось наблюдать в соматических клетках корешков пластинок с редуцированным числом хромосом.

В описанном нами случае псевдомейотического деления не удалось проследить динамики образования тетрадоподобных клеток с четырьмя ядрами; возможно, одно из этих делений является редукционным, но это кажется мало вероятным, так как мы не имеем ни одного случая, в котором бы соматические клетки содержали гаплоидное число хромосом.

Проведенные цитологические исследования соматических клеток гороха, подвергавшихся действию УКВ (длина волны — 4 м), показали, что клетки претерпевают значительные изменения, выражающиеся в различных преобразованиях отдельных хромосом и изменении хромосомного аппарата в целом, в то время как в контроле хромосомы нормальные (фиг. 6).

Отдельные хромосомы претерпевают серьезные изменения, вплоть до разломов (фиг. 3 и 4) на мелкие части (фрагментации, разрывы). Некоторые хромосомы претерпевают разломы таким образом, что оторвавшаяся часть прикрепляется к другой хромосоме (фиг. 5), образуя транслокации. Куски хромосом транслоцируют, начиная с самых мелких, достигая половины длины хромосомы.

Фиг. 7. Бивалентоподобные хромосомы (7 штук) обнаруженные в меристеме верхушек корешков гороха, подвергнутых воздействию ультракоротких волн
× 3000

В результате дробления хромосом в некоторых клетках образуются маленькие ядрышки. Это свидетельствует о том, что ультракороткие лучи вызывают неправильности в распределении хроматина между дочерними клетками.

Кроме того, в анафазе наблюдается отставание хромосом (фиг. 1), что тоже может повести к неравномерному распределению хроматинового материала между дочерними клетками, а также к образованию микронуклеусов (фиг. 2).

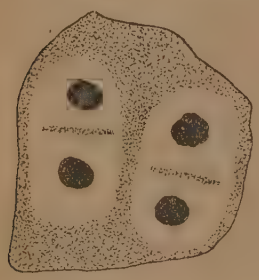
УКВ вызывают в соматических клетках меристемы спаривание хромосом (фиг. 7), которые в значительной степени напоминают биваленты в мейозисе.

И, наконец, УКВ вызывают в клетках меристемы корешков два деления, следующих одно за другим, причем сама клетка не претерпевает деления, в результате чего получается четырехядерная клетка (фиг. 8), напоминающая тетраду при образовании пыльцевых зерен.

Таким образом, полученные нами данные по воздействию УКВ на хромосомный аппарат клетки дают основания предполагать, что эти волны должны являться также довольно мощным трансмутирующим фактором. Те же данные ([18]), которые как будто не согласуются с нашим предположением, недостаточны как с количественной, так и с методической стороны.

Можно сказать, что прибавился еще один довольно мощный фактор, посредством которого можно вызывать серьезные изменения в клетках растений. Этот фактор по силе действия не уступает рентгеновым лучам, судя, по крайней мере, по тем изменениям, которые он вызывает в хромосомном аппарате растений.

В настоящее время доказано, что многие физические ([9, 10]) и химические факторы ([24, 25]) вызывают наследственные изменения у растений. Если принять во внимание то, что различного рода радиация и электрические волны вызывают наследственные изменения у растений, а также то, что эти реагенты имеют широкое распространение в природе вообще, то невольно возникает вопрос о роли этих факторов в формообразовательном процессе и эволюции растительных форм.



Фиг. 8. На этой фигуре представлена клетка, содержащая четыре ядра. Такие клетки встречаются в меристеме корешков гороха, подвергавшихся воздействию ультракоротких волн ×3000

В последнее время появились работы ([22, 23]), в которых обсуждаются причины видового разнообразия растений в центрах формообразования. Томас ([22]), на основании данных Вавилова ([18]), отмечает, что большое видовое разнообразие и высокий процент эндемичных форм растений часто приурочены к горным местностям, и предполагает, что это разнообразие обязано мутированию, причиной которого является иррадиация космических лучей. Он указывает, что Вавилов в Афганистане нашел 60 разновидностей мягкой пшеницы (*Triticum vulgare*), в Персии 52 разновидности, в Белуджистане 46 разновидностей, в то время как в Индии найдено 32 разновидности, в Монголии 31 разновидность и в Италии 12 разновидностей. В Афганистане было найдено 50 разновидностей плотноколосой пшеницы (*Triticum compactum*), и многие из этих разновидностей были эндемики.

В этом отношении наиболее показательна группа твердых пшениц (*Triticum durum*), которая представлена в Абиссинии гораздо большим количеством форм, чем в Египте или Северной Африке.

Таким образом горные области Афганистана и Абиссинии обладают гораздо большим разнообразием форм пшениц, чем другие, более низменные области. Горные области Центральной Америки, от Чили до Мексики, очень богаты разновидностями кукурузы, картофеля, бобов, хлопчатника, плодовых деревьев, агав и многих декоративных растений наших садов, которые растут там на высоте до 4000 м (Перу). Кроме того, есть горные области, еще не исследованные в этом отношении.

Дельбрюк и Тимофеев-Рессовский ([23]) заявляют, что гипотеза Томаса не соответствует действительности по следующим причинам: а) многими работами установлено, что число мутаций пропорционально степени ионизации на $см^3$ облучаемого объекта, а отсюда должно получаться, под влиянием космических лучей на различных высотах и у различных растений, определенное число мутаций, при условии, если рентгеновые лучи вызывают у них мутации. б) установлено, что у мушки дрозофилы меланогастер и фунебрис у кукурузы, львиного зева и ячменя число мутаций, возникающих под влиянием космических лучей, на высоте уровня моря составляет 0.1%, в более высоких местностях 3% от общего количества спонтанных мутаций, вообще в) нет оснований думать, что другие виды будут вести себя иначе в отношении параллелизма возникновения спонтанных и искусственных мутаций и реагирования на большие и малые дозы.

По Дельбрюку и Тимофееву-Рессовскому, возникновение спонтанных мутаций можно объяснить и без наличия особых мутагенных реагентов во внешней среде, а именно: в высокогорных районах растения попадают в чрезвычайно специализированные условия, которые благоприятствуют изоляции и отбору специально приспособленных форм (специализация растительных форм). Мы не будем здесь дискутировать этих положений, но отметим, что различными специальными условиями процесс мутирования не снимается, а, возможно, еще больше усиливается.

Томас ([22]) возражает Дельбрюку и Тимофееву-Рессовскому; он говорит, что их положение—«спонтанные мутации можно объяснить без применения особых агентов, которые их вызывают», также нуждается в доказательстве. Нельзя проводить сравнения между действием космических лучей и действием рентгеновых лучей в отношении мутационного эффекта, так как действие космических лучей в различных местностях и при различных условиях очень различно. Потом некоторые виды растений являются морфологически стабильными, в то время как другие не обладают такой стабильностью и, конечно, будут по-разному реагировать на космические лучи.

Из этой краткой дискуссии видно, что вопрос о причинах большого видового разнообразия в центрах формообразования остается неясным. Но все-таки нужно отметить, что, по данным Вавилова ([18]), видовое разнообразие по мере удаления от центров формообразования постепенно уменьшается; раз это так, значит нужно искать объяснения этого явления. Казалось бы, что причиной этого явления должно быть, как это предполагал и Томас, с одной стороны, уменьшение интенсивности иррадиации космических лучей по мере удаления от центров формообразования, и, с другой —

уменьшение резких колебаний температуры и других внешних факторов.

Но оказывается, что это не совсем так. В самом деле, если просмотрим физическую карту земного шара, то увидим большое количество горных кряжей и возвышенностей, и если бы было правильным предположение Томаса ([22]), то на всех этих горных местностях мы могли бы наблюдать большое разнообразие различных растительных форм. Однако экспедиции акад. Вавилова показали ([18]), что не все горные области обладают богатым разнообразием растительных форм. Таким богатством растительных форм, по Вавилову, обладают только следующие центры формообразования: 1) юго-западная Азия, 2) юго-восточная Азия, 3) Средиземноморское побережье, 4) Абиссиния и Эритрея и 5) горные районы Южной Америки и Мексики. В остальных же горных местностях экспедициями Вавилова ничего подобного не обнаружено. Даже больше того, есть горные местности, например Гималаи, где на одном склоне можно наблюдать поразительное разнообразие форм, в то время как здесь же, неподалеку, на других склонах оно совсем отсутствует. Отсюда напрашивается вывод, к которому Вавилов пришел уже давно ([18]), что имеются определенные очаги, которые обладают богатым разнообразием растительных форм, и, по всей вероятности, они связаны с древней культурой, с определенными группами народов, в свое время населявших горные места, — естественные крепости, которые представляли собой своего рода аккумуляторы разнообразия растительных форм.

Нужно отметить, что эта концепция Вавилова в настоящее время является наиболее вероятной. Конечно, и при этой концепции мы сталкиваемся с таким явлением, как расселение растительных форм, и, в связи с этим, с постепенным уменьшением количества доминантных генов при удалении от центров формообразования, и эти факты требуют своего истолкования. Но эти трудности являются предметом дальнейших исследований.

Нельзя, конечно, умалять и роли таких внешних факторов, как радиация, температура и свет, ибо они как раз и создают те мелкие изменения (мутации) у растений, которые постепенно накопляются, претерпевая то или другое направление под влиянием естественного отбора. Эти факторы имеют огромное значение в процессе эволюции той или иной растительной формы.

Хотя вопрос о причинах разнообразия в центрах формообразования остается не совсем выясненным, нам хотелось бы здесь отметить одну возможность, которая представляет значительный интерес с точки зрения практической селекции сельскохозяйственных растений. Поскольку в центрах формообразования, которые являются преимущественно горными местностями, наблюдается

наибольшее видовое разнообразие различных сельскохозяйственных культур, было бы интересно провести там отбор различных уклоняющихся от среднего типа растений и вести их дальнейшее размножение по методу чистых линий, клонов и т. п. Нам кажется, что таким путем можно было бы сравнительно быстро создать новые сорта различных сельскохозяйственных растений. Эта работа довольно кропотливая, так как нужно проследить за развитием растений, начиная от их всходов и кончая созреванием. Кратковременными экспедициями, что до сих пор делалось, этот вопрос решить нельзя, а потому, нам кажется, следовало бы организовать с вышеуказанной целью длительные экспедиции в центры формообразования как нашего Союза, так и сопредельных стран.

Кроме того, следовало бы организовать в этих местах опорные научно-исследовательские пункты по генетике и селекции. Нужно отметить, что Всесоюзный институт растениеводства, в лице Вавилова, уже собрал почти все мировое разнообразие всевозможных растений, — это является большой заслугой Вавилова. Теперь уже ведется большая работа по использованию этих мировых ресурсов как ВИР'ом, так и всеми остальными селекционными учреждениями СССР.

Значительная доля очагов формообразования находится в нашем Союзе, и нет особых затруднений использовать эти естественные лаборатории формообразования, как опорные пункты для исследовательской работы. В этом отношении имеются некоторые начинания, но они еще не достаточны. Будем надеяться, что те естественные лаборатории трансформации растительных форм, которыми обладает Советский Союз, в дальнейшем будут надлежащим образом использованы.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
октябрь 1936.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Muller H. J., Artificial transmutation of the gene, Science, 66 : 84—87, 1927.
[2] Stadler L. J., Mutations in barley induced by x-rays and radium, Science, 68 : 186—187, 1928.
[3] Goodspeed T. H., The effects of x-rays and radium on species of the genus Nicotiana, J. of Hered., 20 : 243—259, 1929.
[4] Delauney L. N., Die Chromosomenaberranten in der Nachkommenschaft von röntgenisierten Ähren einer reinen Linie von Triticum vulgare albidum All., Zeit. ind. Abst G. Vererb., 55 : 352—355, 1930.
[5] Sapehin A. A., Röntgen-mutationen beim Weizen (Triticum vulgare), Der Züchter, 2 : 257—259, 1930.

[6] Hersh A. H., Karrer E. and Loomis A. L., An attempt to induce mutation in Drosophila melanogaster by means of Supersonic vibrations, Amer. Nat. 64 : 552—559, 1930.
[7] Horlacher W. R., An attempt to produce mutations by the use of electricity Science, 72 : 96—97, 1930.
[8] Schmitt F. O. and Oliver C. P., Electrostatic radiation and genetic effects, Amer. Nat., 67 : 67—68, 1933.
[9] Sprague G. F., Some genetic effects of electromagnetic treatments in maize, Anat. Rec., 47 : 382, 1930.
[10] Stadler L. J., The experimental modification of heredity in crop plants, I. Induced chromosomal irregularities, Sci. Agr., 11 : 557—572, 1931.
[11] Пионтковский И. А., Духанина З. Д. и Жердин И. В., Курортология и физиотерапия, 5, 1935.
[12] Краевой С. Я., Экспериментальное получение мутаций у Pisum, I, ДАН, 1 : 549—553, 1935.
[13] Nemec B., Über die Einwirkung der Chloralhydrat auf die Kern-und Zellteilung, Pringheims Jahrb. wiss. Bot., 39 : 645—730, 1904.
[14] Lundegardh H., Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen, Arch. f. Zellforsch., 9 : 205—330, 1913.
[15] Lundegardh H., Zur Kenntnis der heterotypischen Kernteilung, Arch. f. Zellforsch., 13 : 145—157, 1914.
[16] Schustow L. W., Über Kernteilungen in der Wurzelspitze von Allium Cepa, Arch. f. Zellforsch., 11 : 340—388, 1913.
[17] Керкис Ю. Я., Влияние токов высокой частоты на возникновение мутаций у Drosophila melanogaster, Труды Института генетики, № 10, 223—226, 1935.
[18] Вавилов Н. И., Центры происхождения культурных растений, Труды по прикл. бот., генет. и сел., 16, вып. 2, 1926.
[19] Куперман Ф. М., Влияние высокочастотного поля (УКВ) на ускорение развития и повышение урожайности с.-х. культур, Труды ВАСХНИЛ, сер. XV, вып. 3, 1935
[20] Куперман Ф. М., Влияние лучистой энергии на растительные организмы, Соц-реконстр. с. х-ва, № 2, 227—234, 1936.
[21] Шаройко Е. А., О воздействии УКВ на семена пшеницы, Труды ВАСХНИЛ, сер. XV, вып. 3, 1935.
[22] Thomas H. H., Cosmic rays and the origin of species, Nature, 137: № 3454, 51—53 and № 3461, 1936.
[23] Delbrück M. and Timoféeff-Ressovsky N. W. Cosmic rays and the origin of species, Nature, 137: 3461, 1936.
[24] Stubbe H., Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei Antirrhinum majus, I. Zeit. ind. Abstamm. Vererb., 56 : 1—38, 1930.
[25] Baur E., Der Einfluss von chemischen und physikalischen Reizungen auf die Mutationsrate von Antirrhinum majus, I. Zeit. ind. Abstamm. Vererb., 60 : 467—473, 1932.

S. J. KRAJEVOJ. THE EFFECT OF ULTRA-SHORT WAVES ON PLANTS

SUMMARY

A cytological investigation of somatic cells was carried on in pea roots (Pisum) exposed to the effect of ultra-short waves (wave length being 4 meters, exposition 1, 2, 3, 10 and 15 minutes). Considerable alterations take place in the cells of roots exposed to the effect of ultra-short waves. These alterations consist in different transformations of individual chromosomes and in the change of the entire chromosome

set as a whole. The cariotype was normal in cells which were not exposed to the ultra-short waves. Separate chromosomes exposed serious alterations even as far as breaking into small particles (fragmentations, ruptures). Some chromosomes broke in such a manner, that the broken part attached itself to another chromosome, thus forming translocations. The translocated parts of the chromosomes often reach half the length of the chromosome.

A lagging of chromosomes is observed in the anaphase, frequently resulting in an unequal distribution of chromatines between the poles and formation of micronuclei on the equator.

The ultra-short waves cause in somatic cells of the roots the pairing of chromosomes, after which they simulate quite well bivalents.

Finally, the ultra-short waves cause two chromosome divisions in the cells of the meristheme of the roots, which follow one another, while the cell itself does not undergo any division, the result being a four-nuclei cell, similar to the tetrade at the formation of pollen grains.

A discussion is given of the role and importance of the radiation in the transformation and evolution of vegetable forms in nature.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Р. ЖЕБРАК

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРОССИНГОВЕРА В Х-ХРОМОСОМЕ *DROSOPHILA MELANOGASTER* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА РОДИТЕЛЕЙ

(*Представлено академиком* В. Р. Вильямсом)

Не соглашаясь с мнением некоторых генетиков, отрицающих влияние фенотипического состояния организма на генотипический процесс и генотип в целом, автор исследовал влияние возраста родителей на кроссинговер в Х-хромосоме гетерозиготных самок *Drosophila melanogaster* и обнаружил, что процент кроссинговера у дочерей зависит от возраста родителей. Рассматривая кроссинговер, как процесс, идущий в генотипе, а старение — как возрастную модификацию организма, автор приходит к выводу о наследовании возрастных изменений или о зависимости состояния генотипа от возрастной модификации организма. Общий вывод автора тот, что фенотип, в котором складывается генотип следующего поколения, оказывает влияние на генотип. Автор считает, что данный вывод устраняет дуалистический разрыв, который имеется в понятиях фенотипа и генотипа у части современных генетиков.

Тот факт, что сумма кроссинговера может изменяться в связи с возрастом гибридных самок, был впервые установлен Бриджесом (1915) при изучении сцепления генов второй хромосомы. Для того, чтобы получить большее количество потомства от определенной самки, последняя была перенесена в конце первых 10 дней жизни в свежую банку и дала потомство во вторые 10 дней жизни. Оказалось, что во второй кладке от тех же самок было меньше перекомбинаций сцепленных признаков, чем в первый период. Данные между первой и второй кладками по генам, локализованным в Х-хромосоме, были совершенно иными, чем по второй хромосоме, а именно: никакой разницы между первой и второй кладками не было установлено. При этом Бриджесом были исследованы такие участки: white (1.5) — sable (43.0); white (1.5) — forked (56.7); vermilion (33.0) — Bar (57); vermilion (33) — fused (59.5); Bar (57) — fused (59.5). Эти участки захватывали почти всю длину Х-хромосомы, известную тогда. Гены, лежащие вправо от гена Bar, тогда еще не были известны.

Так как мы начали свое исследование с целью выяснить различия

в процессах, идущих в Х-хромосоме и во второй хромосоме при старении самок F_1, то приведенные Бриджесом цифровые данные заставили нас обратить внимание на те причины, которые могли лежать в основе этих различий.

Между геном vermilion (33) и fused (59.5) довольно большой процент кроссинговера. Из пяти исследованных Бриджесом самок у трех было обнаружено во второй кладке понижение кроссинговера, у двух повышение кроссинговера во вторые 10 дней жизни. Суммируя результаты по всем пяти самкам, он имел: в первые 10 дней 27.3%, а во вторые 10 дней жизни 27.2%. Разница, как видно, выражается в 0.1%. Более обширные исследования со включением в эксперимент доминантного гена Bar также подтвердили картину, наблюдавшуюся выше. При изучении участка от гена cherry до forked, включающего большую часть Х-хромосомы, также обнаружено отсутствие заметных изменений кроссинговера между первой и второй кладками. Процент кроссинговера между этими генами от первой кладки был равен 46, а от второй 45.8, т. е. разница равна всего 0.2%. На основании результатов своих опытов с Х-хромосомой Бриджес пришел к выводу об отсутствии разницы в кроссинговере между первой и второй кладками.

Просматривая числовой материал опытов Бриджеса с первой хромосомой, мы обратили внимание на то, что у отдельных самок как в первый, так и во второй периоды, наблюдается большой размах вариирования кроссинговера. Так, например, максимальный процент в первый период между геном vermilion (33) и fused (59.5) равен 32.9, а минимальный 20.7. Во второй период: максимальный процент равен 36.3, а минимальный 22.1. По карте расстояние между этими генами равно 25.5.

Еще большее наше внимание привлек самый факт различий в этих опытах по отдельным самкам. Так, например, по одной самке наблюдалось понижение на 6.8%, что составляет 23% к проценту от первого периода, а у другой увеличение на 9.4%, что составляет увеличение на 31% по отношению к первому периоду жизни. Такое различие, по нашему мнению, должно было иметь какую-то вполне определенную причину. Мы и поставили, в связи с этим, задачей эту причину выяснить.

Нас всегда интересовал вопрос о состоянии генотипа в зависимости от различных влияний, испытываемых организмом, но именно таких влияний, которые обусловливают физиологические изменения в организме. К числу последних мы относили возраст родителей. И первоначальной нашей рабочей гипотезой было допущение в качестве причины, обусловливающей эти различия в опытах Бриджеса, различий возраста родителей, от которых произошли данные самки, у которых кроссинговер изучался в связи с возрастом этих самых

гетерозиготных самок. Вот почему мы и составили подробную схему скрещиваний исходных родительских форм в разном возрасте. При этом исходные родительские формы брались в молодом, среднем и старом возрастах. Далее, исходные родительские формы брались различного возраста, а именно — молодые самки скрещивались со старыми самцами, и, наоборот, молодые самцы скрещивались со старыми самками. У полученных гетерозиготных форм от родителей различного возраста изучался процент кроссинговера как в первые 5 дней жизни, так и в последующие периоды их жизни. Результаты опытов сведены в одну таблицу на стр. 87. Весь числовой материал по этим опытам приложен в конце. Номера по порядку табл. «А» на стр. 87 соответствуют номерам таблиц, в которых сведены результаты опытов, приложенных в конце работы.

Материал и методика

Материалом для первой серии опытов послужила линия с четырьмя сцепленными генами в Х-хромосоме, культивировавшаяся в лаборатории Моргана в Калифорнийском технологическом институте. Сцепленные гены расположены в следующем порядке: yellow (0.0); crossv'less (13.7); vermilion (33); forked (56.7).

Как опыты, так и культуры, из которых брался материал для опыта, велись в термостате при температуре 25°, в стеклянных банках с внутренним диаметром 5 см. Питательной средой служила смесь, в которую входило: 75 см³ воды, 10 г кукурузной муки, 14 см³ патоки и 1.5 г агар-агара. Для получения гетерозиготных самок первого поколения в банку бралось несколько самок и самцов. Самки отбирались в первые два дня выхода из куколок. Гетерозиготные самки после выхода из куколок помещались на свежий корм по одной самке в банку, самцов же к каждой самке сажалось пять-шесть. Последнее производилось для того, чтобы добиться оплодотворения самки. Самки ежедневно перегонялись на свежий корм.

Для второй серии опытов линия с четырьмя специальными генами была введена нами из культур, содержащих эти гены порознь. Во второй культуре содержались гены: yellow (0.0); cut (20.0); forked (56.7) и carnation (62.5). Таким образом вторая культура отличалась от первой большей длиной участка Х-хромосомы. При этом следует отметить, что в процессе создания культуры применялся тесный инбридинг. Полученный впервые самец y. ct. f. car. скрещивался со своей дочерью, а затем культура в течение трех поколений инбредировалась скрещиванием брата с сестрой. Нормальной дикой формой служила инбредная линия, разводившаяся в лаборатории и известная под названием «Oregon».

Обсуждение результатов

Рассматривая результаты опытов Бриджеса по влиянию возраста гибридных самок на кроссинговер, мы обратили внимание на то, что по отдельным самкам наблюдаются чрезвычайно большие различия в кроссинговере. Это особенно сильно выявлено по генам, локализованным в первой хромосоме. Далее, оказалось, что у одних самок с возрастом кроссинговер падал, а у других он увеличивался. И, наконец, третье, на что мы обратили внимание, это различное влияние возраста на кроссинговер в разных хромосомах. Так, например, во второй хромосоме кроссинговер с возрастом гибридных самок падал, в первой оставался без изменения, а в третьей увеличивался. Правда, в более поздних работах (1927—1929) Бриджес пришел к выводу о специфичности отдельных участков хромосомы, в которых кроссинговер может или увеличиваться, или уменьшаться. Разделяя целиком выводы Бриджеса о том, что кроссинговер может изменяться с возрастом гибридных самок, мы тем не менее считаем все перечисленные вопросы недостаточно выясненными и требующими, с нашей точки зрения, дальнейшего выяснения. Это и заставило нас приступить к исследованиям.

В первую очередь нам казалось необходимым исследовать влияние возраста родителей, от которых были получены гибридные самки. В качестве объекта исследований была взята культура с генами, сцепленными с Х-хромосомой (y. cv. v. f.). Данные гены располагались по всей хромосоме, начиная от самого левого конца Х-хромосомы до 56.7 морганиды; таким образом почти вся Х-хромосома была исследована.

С этой культурой были проведены обширные исследования по схеме, включающей родителей как одинакового, так и различного возрастов. Первый опыт был поставлен с самками, полученными от родителей: самки в возрасте 1—2 дней и самца тоже в возрасте 1—2 дней, а последующие — с различным возрастом как самок, так и самцов.

Сводка результатов всех опытов приведена ниже в табл. «А».

У гибридных самок, полученных от родителей в возрасте 1—2 дней, кроссинговер в первые 5 дней жизни был равен 53.53 единицы. Всего было исследовано пять гетерозиготных самок, от которых было получено 1457 мух. Цифровые результаты этого опыта приведены ниже в § 1. Когда же самки и самцы спаривались в возрасте 5—6 дней после выхода из куколок и от них получались гетерозиготные самки, то кроссинговер у гибридных самок, полученных от этих родителей в первые 5 дней жизни, слегка уменьшался и достигал всего 51.21%. Если рассматривать отдельные участки, то особенно заметно уменьшение между генами cv — v и v — f. В то же

Таблица «А»

Сводная таблица опытов по влиянию возраста родителей на кроссинговер в Х-хромосоме

Drosophila melahogaster

Возраст исходных родителей P_1	Возраст гибридных самок	Участки хромосом y—cv	cv—v	v—f	y—f	Сумма мух	Средняя ошибка
1. Самка 1—2 дн. × самец 1—2 дн.	1—5 дн.	10.77	19.77	22.99	53.53	1457	± 1.30
2. Самка 5—6 дн. × самец 5—6 дн.	1—5 »	12.20	18.08	20.93	51.21	1615	± 1.24
3. Самка 10—11 дн. × самец 10—11 дн.	1—5 »	8.81	17.52	20.00	46.33	1044	± 1.54
4. Самка 15—16 дн. × самец 15—16 дн.	1—5 »	11.42	20.55	19.81	51.78	1348	± 1.36
5. Самка 1—2 дн. × самец 10—11 дн.	1—5 »	13.27	21.57	20.72	55.56	1409	± 1.32
6. Самка 1—2 дн. × самец 50—51 дн.	1—5 »	15.80	23.37	21.89	61.06	1215	± 1.39
7. Самка 50—51 дн. × самец 1—2 дн.	1—5 »	7.44	17.51	19.51	44.50	1330	± 1.36
		Участки хромосом y—ct	ct—f	f—car	y—car		
8. Самка 1—2 дн. × самец 1—2 дн.	1—5 »	15.25	33.57	7.38	56.20	1993	± 1.11
9. Самка 1—2 дн. × самец 1—2 дн.	22—26 »	20.80	34.06	6.83	61.68	1288	± 1.35
10. Самка 10—11 дн. × самец 1—2 дн.	1—5 »	14.77	30.36	7.03	52.16	1110	± 1.49
11. Самка 1—2 дн. × самец 10—11 дн.	1—5 »	17.51	35.02	6.59	59.12	851	± 1.68
12. Самка 1—2 дн. × самец 10—11 дн.	1—5 »	17.89	32.11	9.22	59.22	1302	± 1.36
13. Самка 1—2 дн. × самец 20—21 дн.	1—5 »	16.07	30.75	7.31	54.51	1668	± 1.21
14. Самка 20—21 дн. × самец 1—2 дн.	1—5 »	18.15	32.53	6.93	57.61	1543	± 1.25
15. Самка 20—21 дн. × самец 1—2 дн.	22—26 »	18.36	34.43	5.08	57.87	1394	± 1.32
16. Самка 1—2 дн. × самец 35—36 дн.	1—5 »	15.93	32.36	7.58	55.86	791	± 1.76
17. Самка 1—2 дн. × самец 35—36 дн.	22—26 »	18.09	31.07	5.75	54.91	1371	± 1.34
18. Самка 30—31 дн. × самец 1—2 дн.	1—5 »	15.38	32.94	8.61	56.93	2289	± 1.03
19. Самка 30—31 дн. × самец 30—31 дн.	1—5 »	17.59	33.13	9.03	59.75	1506	± 1.26
20. Самка 30—31 дн. × самец 30—31 дн.	22—26 »	18.98	30.47	5.08	54.53	1454	± 1.30
21. Самка 30—31 дн. × самец 30—31 дн.	22—32 »	18.39	30.31	5.33	54.03	2550	± 0.99
22. Самка 47—48 дн. × самец 47—48 дн.	1—10 »	20.73	34.66	4.81	60.20	603	± 1.99
23. Самка 47—48 дн. × самец 47—48 дн.	10—20 »	15.90	30.30	4.55	50.75	132	± 4.35
24. Самка 40—41 дн. × самец 1—2 дн.	1—5 »	15.70	28.53	6.95	51.23	1452	± 1.31
Самка 40—41 дн. × самец 25. 1—2 дн.	22—26 »	19.28	33.08	5.87	58.23	783	± 1.76

самое время между генами yellow — crossv'less наблюдалось некоторое увеличение. В общем по всей длине различных участков кроссинговер снижен больше, чем на 2%. Результаты опытов приведены в § 2.

Еще большее снижение наблюдалось у самок от родителей более старого возраста; так, например, при возрасте исходных родительских форм в 10—11 дней кроссинговер у их дочерей был равен всего 46.33%. Как видно, разница в кроссинговере по отношению к первому опыту составляет 7.20%. Эта цифра является особенно убедительной в связи с тем, что тенденция к уменьшению усиливается с возрастом, а с другой стороны, снижение установлено по всем исследованным участкам хромосомы. В этом опыте было исследовано всего три самки, от которых получено 1044 мухи. Результаты опытов приведены в § 3.

Характерно, что снижение кроссинговера у гибридных самок, по исследованиям Бриджеса, особенно значительно после 10 дней. Как раз и у гибридов от родителей старше 10 дней получается меньше кроссинговерных форм, чем у гибридов от молодых родителей. С дальнейшим повышением возраста родителей кроссинговер начинает возрастать. Так, у пяти исследованных самок от родителей 15—16 дней кроссинговер достигает 51.78%. Результаты опыта приведены в § 4.

Эта тенденция к увеличению кроссинговера еще более четко выступает у самок от старых родителей, что будет показано в дальнейших опытах.

В предыдущих опытах мы привели свои результаты по влиянию возраста родителей на кроссинговер у их дочерей. Во всех этих опытах и самцы, и самки были одного возраста. Далее мы переходим к рассмотрению изменчивости кроссинговера у самок от родителей различного возраста. Так, например, в тех случаях, когда гибридные самки получались от родителей в возрасте: самки 1—2 дней, а самцы 10 дней, кроссинговер увеличивался. Этот опыт был повторен три раза с различными самками и самцами и в различное время. Отмеченная закономерность строго сохраняется. В § 5 приведен результат одного из опытов с пятью гетерозиготными самками, полученными от самок 1—2 дней и самцов 10—11 дней. Величина кроссинговера у них выражается 55.56. Увеличение кроссинговера по сравнению с самками от родителей 1—2 дней на 2%. Если бы это число было единичным, то оно, конечно, было бы недостаточно для больших обобщений. Но то обстоятельство, что эта закономерность была выявлена и в других опытах (см. § 11 и 12), свидетельствует о различиях в состоянии генотипа в разном возрасте.

Особенно резко выявляется различие возраста самцов и самок, когда самцы и самки брались в значительно старшем возрасте. В § 6

представлены результаты кроссинговера у пяти гетерозиготных самок, полученных от самок 1—2 дней и самцов 50—51 дня. Как видно из результатов, процент кроссинговера у этих гетерозиготных самок в первые 5 дней жизни составлял 61.06. В то же самое время у такого же количества гетерозиготных самок от родителей: самки 50—51 дня, а самцы 1—2 дней, кроссинговер в первые 5 дней жизни составляет всего 44.50%. Таким образом разница в кроссинговере равна 16.56%. Особенно доказательным это число является в связи с тем, что опыты № 6 и 7 велись в одно и то же время и в совершенно тождественных условиях. Как видно из приведенных результатов, различие имеется во всех исследованных участках Х-хромосомы, а это еще более подтверждает вышеприведенные выводы.

В другой серии опытов, которые были выполнены с другой культурой, включающей гены y. ct. f. far., результаты были сходны. Разница между первой и второй культурой та, что во второй культуре включался добавочный участок Х-хромосомы, в связи с чем почти вся Х-хромосома была исследована. Остался неисследованным только небольшой участок, находящийся вправо от гена carnation. В этой серии опытов был учтен новый фактор — возраст гибридных самок, полученных от родителей разного возраста. И это последнее, как нам кажется, позволило вскрыть причину того, почему у Бриджеса в одном случае с возрастом гетерозиготных самок кроссинговер увеличивался, а в другом уменьшался. Как и в первой серии опытов, у всех самок кроссинговер учитывался в первые 5 дней жизни, а у некоторых последний также учитывался в возрасте 22—26 дней и 22—32 дней.

Введением нового фактора — возраста первого гибридного поколения — мы желали выяснить, как будет изменяться кроссинговер у гетерозиготных самок с возрастом, которые сами произошли от родителей разного возраста.

По второй культуре y. ct. f. car. кроссинговер у семи гетерозиготных самок от родителей: самки 1—2 дней и самцы 1—2 дней, в первые 5 дней жизни составлял 56.20%. У этих же самок в возрасте 21—26 дней кроссинговер был равен 61.68%. Увеличение, как видно, выражалось в 5.48%. Особенно заметно увеличение между генами y — ct.

Если вычислить процент разницы к кроссинговеру в первый период жизни, то эта сумма между генами y—cut выразится в +36.4%. Между генами cut — for увеличение незначительное, и между генами for — car заметно небольшое снижение. Последнее можно объяснить интерференцией. Результаты опытов сведены в §§ 8 и 9. В тех случаях, когда гетерозиготные самки происходили от родителей в возрасте: самки 10—11 дней, а самцы 1—2 дней, то кроссинговер у гетерозиготных самок в первые 5 дней жизни был равен 52.16%. По сравнению с опы-

том № 8 — снижение на 4.04%, причем снижение наблюдается во всех исследуемых участках. Результаты опыта с данной культурой совпадают с результатами по первой культуре. Для сравнения см. опыты № 1, 3, 8 и 10. В тех случаях, когда гетерозиготные самки происходили от родителей: самки 1—2 дней, а самцы 10—11 дней, то кроссинговер в первые 5 дней жизни равен 59.12%. С увеличением возраста самца получается некоторое увеличение по сравнению с увеличением возраста самки. В § 11 приведены результаты опытов с самками от молодых самок и 10—11-дневных самцов. В опыте № 8 самки гетерозиготные получены от тех же самцов, когда им было 1—2 дня, и тогда кроссинговер у их дочерей с молодыми самками был равен 56.20%. А когда они произвели дочерей в возрасте 10—11 дней с самками 1—2 дней, то кроссинговер возрос на 3%. В этом опыте более заметно увеличение кроссинговера между генами y — ct и генами ct — f, тогда как между генами f — car наблюдается небольшое снижение. Результаты опыта сведены в § 11. Эта комбинация возраста исходных родительских форм была повторена в другое время с другими самцами и самками. От опыта № 10, в котором брались самки 10—11 дней, а самцы в возрасте 1—2 дней, последние были оставлены до 10—11-дневного возраста и затем скрещены с самками 1—2-дневного возраста. От этих самцов с молодыми самками были получены гетерозиготные самки, у которых в первые 5 дней жизни кроссинговер был равен 59.22%. Результаты опыта сведены в § 12. При сравнении опытов № 11 и 12 получается полное совпадение, а так как опыты проводились в разное время и с разными самками, то единственной причиной, обусловливающей эти сходные результаты, надо считать одинаковый возраст исходных родительских форм.

Из сопоставления результатов первой и второй серии опытов вытекает следующий вывод. У гетерозиготных самок от родителей 1—2 дней кроссинговер первые 5 дней жизни выше, чем от родителей 10—11 дней. У гетерозиготных самок от родителей: самки 10—11 дней, а самцы 1—2 дней, кроссинговер ниже, чем у гетерозиготных самок от родителей в возрасте: самки 1—2 дней, а самцы 10—11 дней. Дальнейшее повышение возраста самца до 20—21 дня при возрасте самки 1—2 дней несколько снижает кроссинговер. В § 13 приведены данные о количестве кроссинговеров у гетерозиготных самок в первые 5 дней жизни от родителей в возрасте: самки 1—2 дней, а самцы 20—21 дня. Эти же самые самцы в возрасте 10—11 дней с молодыми самками дали увеличение процента кроссинговера, а они же в возрасте 20—21 дня дали снижение как по сравнению с 10—11-дневными, так и по сравнению с 1—2-дневными. Самки же во всех случаях брались в возрасте 1—2 дней. Для сравнения см. опыты № 8, 11 и 13.

У гетерозиготных самок от родителей: самки 20—21 дня, а самцы 1—2 дней, кроссинговер в первые 5 дней жизни немного выше, чем

у самок 1—2 дней. Последний достигает 57.61%. Результаты сведены в § 14. У этих же гетерозиготных самок в возрасте 22—26 дней кроссинговер остается без изменения и выражается цифрой 57—87%. За это же самое время у самок первого поколения от родителей в возрасте 1—2 дней увеличивается на 5.51%. Увеличение наблюдается во всех участках хромосомы. Отсюда вытекает, что норма реакции к возрасту у гетерозиготных самок различна в зависимости от того, в каком возрасте были родители, произведшие этих самок.

Возрастные изменения, которые рассматриваются как фенотипические изменения организма, обусловливают генотипические изменения в нем; эти последние выражаются в том, что организм на одни и те же воздействия реагирует иначе, а это как раз и характеризует генотипические различия между организмами.

Опыты № 14, 15, 8 и 9 иллюстрируют сказанное.

Дальнейшее увеличение возраста самца до 35—36 дней, при возрасте самки 1—2 дня слегка изменяет кроссинговер у их дочерей в первые 5 дней жизни, см. § 16 и 13, где сведены результаты этих опытов. Как видно, разница весьма небольшая. Но интересным является тот факт, что с возрастом гибридных самок (22—26 дней) от самок 1—2 дней и самцов 35—36 дней кроссинговер только слегка уменьшается.

Одним словом, обнаруживается обратная картина, чем у гибридных самок от 1—2-дневных родителей. Опыты № 16 и 17 иллюстрируют результаты. У гетерозиготных самок в первые 5 дней жизни от родителей: самки 30—31 дня, а самцы 1—2 дней, кроссинговер равен 56.93%, тогда как в этой комбинации возраста самок и самцов получаются гетерозиготные самки, у которых кроссинговер близок к кроссинговеру дочерей от 1—2-дневных самцов и самок (см. § 18).

В тех случаях, когда самцы и самки были взяты в возрасте 30—31 дня, кроссинговер по сравнению с опытом № 18 возрос до 59.75%, увеличился почти на 3 единицы. Хотя эта величина и не очень значительна, но то обстоятельство, что имеется увеличение кроссинговера во всех участках, заставляет предполагать наличие в этих цифрах определенной закономерности, которая вскрыта в предыдущих опытах (см. № 19). О том, что эти различия являются не случайными, можно судить еще и по тому, что с возрастом гетерозиготных самок от родителей указанного возраста кроссинговер падает. Наибольшее различие обнаруживается между генами f—car и ct — forked.

По Бриджесу следует, что каждый участок специфичен к отдельным воздействиям; отсюда вытекает, что кроссинговер в правом участке Х-хромосомы весьма изменчив под воздействием испытываемого фактора (§ 19, 20 и 21).

От самок 47—48-дневных и самцов этого же возраста получена всего одна самка, у которой в первые 10 дней жизни чрезвычайно большой процент кроссинговера (60.2), превышающий контроль на 4 единицы. Характерно, что у этой же самки кроссинговер с возрастом упал почти на 10 единиц, тогда как у гетерозиготных самок от 1—2-дневных родителей кроссинговер увеличился.

В опыте № 24 приведены данные о кроссинговере у семи гетерозиготных самок в возрасте первых 5 дней жизни и в возрасте 22—26 дней от родителей: самка 47—48 дней и самец этого же возраста. В первые 5 дней кроссинговер ниже, чем у самок от молодых родителей, на 5 единиц. В возрасте 22—26 дней кроссинговер увеличился на 7% и достигает 58.23%. Как видно, самки от родителей этого возраста на возраст реагируют так же, как и самки от 1—2-дневных самок и такого же возраста самцов.

Рассматривая изменения кроссинговера по отдельным участкам, мы также приходим к выводу, что отдельные участки хромосомы обладают особой специфичностью.

Выводы

В результате разбора данных опытов мы приходим к следующим выводам:

1. Различие в кроссинговере в первой хромосоме с возрастом самок в опытах Бриджеса было, вероятно, следствием неодинакового возраста исходных родителей, у дочерей которых кроссинговер учитывался.

2. Поставленные нами опыты подтвердили различие в кроссинговере гетерозиготных самок в зависимости от возраста их родителей.

3. При этом нами вскрыта та закономерность, что у гетерозиготных самок по первой хромосоме от родителей 1—2-дневного возраста кроссинговер выше. Далее, от родителей 10—11-дневного возраста кроссинговер падает, и затем от старых родителей 30—31 и 47—48 дней кроссинговер опять повышается. Такая же закономерность была вскрыта Бриджесом у одной самки со сцепленными генами по второй хромосоме. Следовательно, получается впечатление, что стадия онтогенетического развития обусловливает соответствующую норму реакции у дочерей, полученных от родителей на данной стадии онтогенеза.

4. Это дает основание утверждать, что структура зародышевых клеток (генотип) в разном возрасте различна. Показателем этого различия является различие в кроссинговере, как процессе, идущем в хромосомном комплексе. Следовательно, каждому состоянию фенотипа, каждой возрастной модификации соответствует свое состояние генотипа.

5. Эта точка зрения дает возможность устранить дуалистический разрыв между наследственной изменчивостью и ненаследственной изменчивостью, и, по нашему мнению, данная концепция соответствует материалистическо-диалектической методологии.

6. Господствующая в современной генетике точка зрения устанавливает связь или переход от генотипа через среду к фенотипу, но обратной зависимости от фенотипа к генотипу никто не установил, и, на основании опытов Иогансена о ненаследовании модификации в пределах чистой линии, такая связь вообще отрицается. Мы считаем, что отрицание такой связи вносит элементы дуализма, которые не могут согласовываться с материалистическо-диалектическими взглядами на процессы наследственности и изменчивости. Мы считаем, что изложенная нами концепция на основе наших экспериментов как раз устраняет дуалистический разрыв между понятием фенотипа и генотипа и усганавливает зависимость генотипа от состояния фенотипа.

7. Доказательством различий генотипа при различных состояниях организма может служить самый факт различий в кроссинговере у самок F_1 с возрастом последних в зависимости от возраста исходных родительских форм. Если определять наследственность, как норму реагирования на определенные условия, то оказывается, что норма реагирования на возраст F_1 различна в зависимости от того, в каком возрасте были родители этих самок. У гетерозиготных самок от родителей молодых кроссинговер увеличился в возрасте 22—26 дней последних, а у гетерозиготных самок от родителей старых кроссинговер изменялся иначе. Различный процент кроссинговера от родителей дифференцированного возраста и различная норма реакции у гетерозиготных самок от родителей дифференцированного возраста также подтверждает наши выводы о том, что состояние генотипа при различных возрастных модификациях, обусловливаемых возрастом родителей, различно.

8. Общий вывод тот, что наследственные свойства организма с возрастом последнего изменяются, и фенотип обусловливает иное состояние генотипа, а стало быть, фенотип переходит в генотип, если употреблять данные термины в общефилософском смысле этого слова о переходе одного понятия в другое, или закономерностей одного порядка к закономерностям другого порядка.

В нашем представлении мы имеем в виду переход закономерностей физиологического порядка к закономерностям генетического порядка.

В заключение автор выражает свою искреннюю благодарность американскому ученому проф. Т. Г. Моргану и его ближайшему сотруднику Бриджесу за содействие и исключительное внимание, кото-

рое было проявлено ими ко мне лично и к моей работе в лаборатории Моргана, экспериментальная часть которой была закончена в этой лаборатории.

Приложение

Оп. 1

Самки y. cv. v. f. в возрасте 1—2 дней × самцы дикие «Oregon» в возрасте 1—2 дней

От пяти гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ cv\ v\ f}$ в первые 5 дней жизни получено 1457 мух.

Количество кроссинговеров и процент к общему количеству между:

y — cv — 157 — 10.77
cv — v — 288 — 19.77
v — f — 445 — 22.99
y — f — — — 53.53

Оп. 2

Самки y. cv. v. f. в возрасте 5—6 дней × самцы нормальные «Oregon» в возрасте 5—6 дней

От пяти гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ cv\ v\ f}$ в первые 5 дней жизни получено 1615 мух.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — cv — 197 — 12.20
cv — v — 292 — 18.08
y — f — 338 — 20.93
y — f — — — 51.21

Оп. 3

Самки P_1 y. cv. v. f. в возрасте 10—11 дней × самцы нормальные 10—11 дней

От трех гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ cv\ v\ f}$ в первые 5 дней жизни получено 1044 мухи.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — cv — 92 — 8.81
cv — v — 183 — 17.52
v — f — 208 — 20.00
y — f — — — 46.33

Оп. 4

Самки P_1 y. cv. v. f. в возрасте 15—16 дней × самцы нормальные 15—16 дней

От пяти гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ cv\ v\ f}$ в первые 5 дней жизни получено 1348 мух.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — cv — 154 — 11.42
cv — v — 277 — 20.55
v — f — 267 — 19.81
y — f — — — 51.78

Оп. 5

Самки P_1 y. cv. v. f. в возрасте 1—2 дней × самцы нормальные 10—11 дней

От пяти гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ cv\ v\ f}$ в первые 5 дней жизни получено 1409 мух.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — cv — 187 — 13.27
cv — v — 304 — 21.57
v — f — 292 — 20.72
y — f — — — 55.56

Оп. 6

Самки P_1 y. cv. v. f. в возрасте 1—2 дней × самцы нормальные 50—51 дня

От пяти гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ cv\ v\ f}$ в первые 5 дней жизни получено 1215 мух.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — cv — 193 — 15.80
cv — v — 264 — 23.37
v — f — 266 — 21.89
y — f — — — 61.06

Оп. 7

Самки P_1 нормальные в возрасте 50—51 дня × самцы y. cv. v. f. в возрасте 1—2 дней

От пяти гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ cv\ v\ f}$ в первые 5 дней жизни получено 1330 мух.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — cv — 99 — 7.44
cv — v — 233 — 17.51
v — f — 260 — 19.51
y — f — — — 44.50

Примечание. Опыты № 6 и 7 велись в одно и то же время и в одном и том же термостате.

Оп. 8

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 1—2 дней × самцы нормальные в возрасте 1—2 дней

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 5 дней жизни получено 1993 мухи.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct — 304 — 15.25
ct — f — 669 — 33.57
f — car — 147 — 7.38
y — car — — — 56.20

Оп. 9

От семи самок опыта № 8 в возрасте 22—26 дней получено 1289 мух.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct — 268 — 20.80 + 36.4
ct — f — 439 — 34.06
f — car — 88 — 6.83
y — car — — — 61.68

Оп. 10

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 10—11 дней × самцы нормальные «Oregon» в возрасте 1—2 дней

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ v}$ в первые 5 дней жизни получено 1110 мух.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct — 164 — 14.77
ct — f — 337 — 30.36
f — car — 78 — 7.03
y — car — — — 52.16

Оп. 11

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 1—2 дней × самцы нормальные в возрасте 10—11 дней
(Самцы были в опыте № 8)

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 5 дней жизни получена 851 муха.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct — 149 — 17.51
ct — f — 298 — 35.02
f — car — 56 — 6.59
y — car — — — 59.12

Оп. 12[1]

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 1—2 дней × самцы нормальные «Oregon» в возрасте 10—11 дней
(Самцы были в опыте № 10)

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 5 дней жизни получено 1302 мухи.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct — 233 — 17.89
ct — f — 418 — 32.11
f — car — 120 — 9.22
y — car — — — 59.22

Оп. 13

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 1—2 дней × самцы нормальные в возрасте 20—21 дня
(Самцы те, которые были в опытах № 8 и 11)

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 5 дней жизни получено 1668 мух.

[1] Такая же комбинация возраста была в опыте № 11; несмотря на то, что опыт велся в разное время и с разными самцами и самками, разницы в указанных опытах нет. Последнее указывает на то, что единственная причина, обусловливающая различия в кроссинговере, — возраст исходных родительских форм.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	— 268	— 16.07
ct — f	— 513	— 30.75
f — car	— 122	— 7.31
y — car	— —	— 54.13

Оп. 14

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 20—21 дня × самцы нормальные «Oregon» в возрасте 1—2 дней

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 5 дней жизни получено 1543 мухи.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	— 280	— 18.15
ct — f	— 502	— 32.53
f — car	— 107	— 6.93
y — car	— —	— 57.61

Оп. 15

От семи гетерозиготных самок опыта № 14 в возрасте 20—26 дней получено 1394 мухи.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	— 256	— 18.36
ct — f	— 480	— 34.43
f — car	— 71	— 5.08
y — car	— —	— 57.87

От самок, полученных от родителей: самцы в возрасте 20—21 дня и самки 1—2 дней, кроссинговер с возрастом не изменяется.

Оп. 16

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 1—2 дней × самцы «Oregon» в возрасте 35—36 дней

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 5 дней жизни получена 791 муха.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	— 126	— 15.93
ct — f	— 296	— 32.36
f — car	— 60	— 7.58
y — car	— —	— 55.86

Оп. 17

От шести оставшихся в живых самок опыта № 16 в возрасте 22—26 дней получена 1371 муха.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	— 248	— 18.09
ct — f	— 416	— 31.07
f — car	— 79	— 5.76
y — car	— —	— 54.91

Оп. 18

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 30—31 дня × самцы «Oregon» нормальные в возрасте 1—2 дней

От семи гетерозиготных самок в первые 5 дней жизни получено 2289 мух.
Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	362	15.38
ct — f	754	32.94
f — car	197	8.61
y — car	—	56.93

Оп. 19

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 30—31 дня × самцы «Oregon» нормальные в возрасте 30—31 дня

От семи гетерозиготных самок в первые 5 дней жизни было получено 1506 мух.
Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	255	17.59
ct — f	189	33.13
f — car	136	9.03
y — car	—	59.75

Оп. 20

От самок опыта № 19 в возрасте 22—26 дней получено 1454 мухи.
Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	276	18.98
ct — f	443	30.47
f — car	74	5.08
y — car	—	54.53

Оп. 21

От самок опыта № 19 в возрасте 22—32 дней получено 2550 мух.
Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	469	18.39
ct — f	778	30.31
f — car	136	5.33
y — car	—	54.03

Оп. 22

Самка P_1 y. ct. f. car. в возрасте 47—48 дней × самец «Oregon» в возрасте 47—48 дней

От одной гетерозиготной самки $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 10 дней жизни получено 603 мухи.
Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	125	20.73
ct — f	209	34.66
f — car	29	4.81
y — car	—	60.20

Оп. 23

От самки опыта № 22 во вторые 10 дней жизни получено 132 мухи.
Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	21	15.90
ct — f	40	30.30
f — car	6	4.55
y — car	—	50.75

Оп. 24

Самки P_1 y. ct. f. car. в возрасте 40—41 дня × самец «Oregon». в возрасте 1—2 дней

От семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +\ +}{y\ ct\ f\ car}$ в первые 5 дней жизни получено 1452 мухи.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	— 228	— 15.70
ct — f	— 415	— 28.53
f — car	— 101	— 6.95
y — car	— —	— 51.23

Оп. 25

От семи гетерозиготных самок опыта № 24 в возрасте 22 — 26 дней получено 783 мухи.

Количество кроссинговеров и процент между:

y — ct	— 151	— 19.28
ct — f	— 259	— 33.08
f — car	— 46	— 5.87
y — car	— —	— 58.23

ЛИТЕРАТУРА

[1] Bridges C. B., A linkage variation in Drosophila, Journ. Exp. Zool., 19, 1—21, 1915.

[2] Plough H. H., The effect of temperature on crossing-over in Drosophila, Journ. Exp. Zool., 24, 147—209, 1917.

[3] Plough H. H., Further studies on the effect of temperature on crossing-over, Journ. Exp. Zool., 32, 187—201, 1921.

[4] Muller H. J., The mechanism of crossing-over, Amer. Nat., 60, 193—221, 284—305, 350—366, 421—434, 1916.

[5] Muller H. J., The regionaly differential effect of x-rays on crossing-over in autosomes of Drosophila, Genetics, 10, 470—507, 1925.

[6] Muller H. J., Indused crossing-over variation in X-chromosome of Drosophila, Amer. Nat., 60, 192—195, 1926.

[7] Bridges C. B., The relation of the age female to crossing-over in the third chromosome of Drosophila melanogaster, Journ. Gen. Physiol., 8, 698—700, 1927.

[8] Stern C., An effect of temperature and age on crossing-over in the first chromosome of Drosophila melanogaster, Proc. Natl. Acad. Sci., 12, 530—532, 1926.

[9] Bridges C. B., Variation in crossing-over in relation to age of female in Drosophila melanogaster, Carnegie Inst. of Washington, № 399, p. 63—89, 1929.

A. B. JEBRAK. VARIATIONS OF CROSSING-OVER IN THE X-CHROMOSOME (*DROSOPHILA MELANOGASTER*) DEPENDING UPON THE AGE OF THE PARENTS

SUMMARY

The fact that the amount of crossing-over may vary in connection with the age of hybride females was first established by Bridges (1915)

The data of Bridges on the first and second chromosome depending upon the age of the females were different. For instance — there was a difference in the second chromosome between the first and the second

brood. At the same time there was no difference in the percentage of crossing-over in the X-chromosome between the first and the second brood.

We were interested in the causes which brought forth these results.

Our first hypothesis was the influence of the parents' age which could lead to the difference in the crossing-over in the X-chromosome and the second one. In order to check our hypothesis we made a detailed scheme of the crosses of the P_1 of different ages.

Discussion

As you may see it from table «A» the percentage of crossing-over of the heterozygous females from 1—2 days old parents was 53.53. The percentage of crossing-over of heterozygous females from 10—11 days old parents was 46.33.

As you may see it the percentage of crossing-over of the heterozygous females from old parents is lower than that from young ones.

The age of the males and females P_1 has a different influence on the crossing-over of their daughters. This is indicated in experiments Nr. 6 and Nr. 7.

In experiment Nr. 6 the females P_1 was 1—2 days old and the male 50—51 days. From parents of this age the percentage of crossing-over of their daughters was 61.06. In experiment Nr. 7 the female was 50—51 days old and the male 1—2 days. From parents of this age the crossing-over of their daughters was 44.50. Both experiments were performed at the same time and under the same conditions.

The second series of experiments was performed with another culture in which 4 following genes were linked: yellow, cut, forked and carnation. The same law was observed in experiments with this culture.

Heterozygous females from 1—2 days old parents gene 56.20 per cent of crossing-over between genes yellow and carnation during the first 5 days of their life. When the female was 10—11 days old and the male 1—2 days — the crossing-over of their daughters during the first 5 days was 52.16 per cent. The 1—2 days old females and the 10—11 days old males had daughters with 59.12 per cent of crossing-over during the first 5 days of these females life. Both experiments were performed at the same time and under the same conditions.

The experiment with the females from 1—2 days old parents and males from 10—11 days old parents was twice repeated with different males and females at a different time and the per cent of crossing-over in both experiments was 59 (59.12; 59.22).

The following peculiarity was observed in course of the experiments with the age of P_1, viz.— the crossing-over of the heterozygous females

Table «A»

Results of crossing-over in the X-chromosome in connection with the age of the females F_1 and the age of the males and females P_1

Age of P_1	Age of hybride females	Section of chromosome				Sume	Average mistake
		y—cv	cv—v	v—f	y—f		
1. Female 1—2 d. × Male 1—2 d.	1—5 d.	10.77	19.77	22.99	53.53	1457	± 1.30
2. Female 5—6 d. × Male 5—6 d.	1—5 »	12.20	18.08	20.93	51.21	1615	± 1.24
3. Female 10—11 d. × Male 10—11 d.	1—5 »	8.81	17.52	20.00	46.33	1044	± 1.54
4. Female 15—16 d. × Male 15—16 d.	1—5 »	11.42	20.55	19.81	51.78	1348	± 1.36
5. Female 1—2 d. × Male 10—11 d.	1—5 »	13.27	21.57	20.72	55.56	1409	± 1.32
6. Female 1—2 d. × Male 50—51 d.	1—5 »	15.80	23.37	21.89	61.06	1215	± 1.39
7. Female 50—51 d. × Male 1—2 d.	1—5 »	7.44	17.51	19.51	44.50	1330	± 1.36
		Section of chromosome					
		y—ct	ct—f	f—car	y—car		
8. Female 1—2 d. × Male 1—2 d.	1—5 d.	15.25	33.57	7.38	56.20	1993	± 1.11
9. Female 1—2 d. × Male 1—2 d.	22—26 »	20.80	34.06	6.83	61.68	1288	± 1.35
10. Female 10—11 d. × Male 1—2 d.	1—5 »	14.77	30.36	7.03	52.16	1110	± 1.49
11. Female 1—2 d. × Male 10—11 d.	1—5 »	17.51	35.02	6.59	59.12	851	± 1.68
12. Female 1—2 d. × Male 10—11 d.	1—5 »	17.89	32.11	9.22	59.22	1302	± 1.36
13. Female 1—2 d. × Male 20—21 d.	1—5 »	16.07	30.75	7.31	54.51	1668	± 1.21
14. Female 20—21 d. × Male 1—2 d.	1—5 »	18.15	32.53	6.93	57.61	1543	± 1.25
15. Female 20—21 d. × Male 1—2 d.	22—26 »	18.36	34.43	5.08	57.87	1394	± 1.32
16. Female 1—2 d. × Male 35—36 d.	1—5 »	15.93	32.36	7.58	55.86	791	± 1.76
17. Female 1—2 d. × Male 35—36 d.	22—26 »	18.09	31.07	5.75	54.91	1371	± 1.34
18. Female 30—31 d. × Male 1—2 d.	1—5 »	15.38	32.94	8.61	56.93	2289	± 1.03
19. Female 30—31 d. × Male 30—31 d.	1—5 »	17.59	33.13	9.03	59.75	1506	± 1.26
20. Female 30—31 d. × Male 30—31 d	22—26 »	18.98	30.47	5.08	54.53	1454	± 1.30
21. Female 30—31 d. × Male 30—31 d.	22—32 »	18.39	30.31	5.33	54.03	2550	± 0.99
22. Female 47—48 d. × Male 47—48 d.	1—10 »	20.73	34.66	4.81	60.20	603	± 1.99
23. Female 47—48 d. × Male 47—48 d.	10—20 »	15.90	30.30	4.55	50.75	132	± 4.35
24. Female 40—41 d. × Male 1—2 d.	1—5 »	15.70	28.58	6.95	51.23	1452	± 1.31
25. Female 40—41 d. × Male 1—2 d.	22—26 »	19.28	33.08	5.87	58.23	783	± 1.76

varied with the age of these females in a different way depending upon the age of their parents.

Examples: From 1—2 days old parents (exp. Nr. 8) the heterozygous females gave 56.20 per cent of crossing-over during the first 5 days of their life. The same females 22—26 days old gave 61.68 per cent. (As you may notice in the percentage of crossing-over is increasing.)

Females from 30—31 days old parents (exp. Nr. 19 and Nr. 20) gave 59.75 per cent during the first 5 days of their life. The same females being 22—26 days old gave 54.53 per cent of crossing-over. This combination of the parents ages gives a lower per cent of crossing-over of their daughters at the age of 22—26 days.

Experiments Nr. 22—23 prove that this is not an occasional phenomenon.

As a result of our experiments we come to the following conclusions:

1. The amount of crossing-over of the heterozygous females depends upon the age of their parents.

2. Old males and young females give daughters with a different crossing-over than old females and young males.

3. The percentage of crossing-over of the females varies in a different way depending upon the age of their parents.

4. This gives us the possibility to state that the condition of the genotype is different at different age.

5. This point of view gives us the possibility to discard the discrepancy between the hereditary varieties and the nonhereditary varieties and according to our point of view this conception corresponds with the materialist and dialectic philosophy as it states the transition from the fenotype to the genotype.

6. The general conclusion is that the inherited properties of the organism vary with the age of the latter and the fenotype is the cause of the condition of the genotype.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Р. ЖЕБРАК

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРОССИНГОВЕРА ВО ВТОРОЙ ХРОМОСОМЕ *DROSOPHILA MELANOGASTER* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА РОДИТЕЛЕЙ

(*Представлено академиком* В. Р. Вильямсом)

Автор исследовал влияние возраста родителей на кроссинговер во второй хромосоме *Drosophila melanogaster* и обнаружил, что процент кроссинговера у дочерей зависит от возраста родителей. Им установлено также, что характер изменения кроссинговера у гетерозиготных самок с возрастом последних различен в зависимости от возраста их родителей. Рассматривая кроссинговер как процесс, идущий в генотипе, а старение — как фенотипическое изменение, автор приходит к выводу о зависимости состояния генотипа следующего поколения от фенотипа предыдущего, в котором складывался генотип следующего поколения. Данный вывод, по автору, устраняет дуализм в понятиях фенотипа и генотипа, который имеется у некоторых современных генетиков.

Установленная нами зависимость кроссинговера от возраста родителей в первой хромосоме[1] послужила основанием для постановки опытов на эту же тему по другим хромосомам. С этой целью для опыта были взяты культуры по 2-й и 3-й группам сцепления. В данной работе мы разберем только опыты по изменчивости кроссинговера во второй хромосоме, так как по этой хромосоме наиболее убедительные данные об изменчивости кроссинговера с возрастом самих гибридных самок были получены еще Бриджесом и имеются фактические данные, с которыми мы можем сравнивать результаты своих опытов.

Бриджес, как известно, изучал влияние возраста гибридных самок на кроссинговер у них же. Мы изучали влияние возраста их родителей и установили, что кроссинговер у их дочерей может изменяться также в зависимости от возраста родителей. При этом мы также учитывали и влияние возраста самих гибридных самок, но этот фактор учитывался в связи с возрастом их родителей. Мы брали такие культуры и с такими участками, которые исследованы

[1] См. стр. 83.

Бриджесом; последнее опять-таки по тем причинам, что были фактические данные для сравнения.

Бриджес (Bridges, 1915) в своих опытах по изучению кроссинговера во второй хромосоме обнаружил, что, при получении потомства от этих же самок в следующий период их жизни после 10 дней, кроссинговер у них заметно падал. Это явление оказалось очень важным в теоретическом отношении и позволило внести некоторые добавления в изучение явлений сцепления и кроссинговера. При этом Бриджес указывал, что по генам, сцепленным с первой хромосомой (половой хромосомой), кроссинговер не изменялся с возрастом самки. В той же работе Бриджес отмечает, что по генам, сцепленным с третьей хромосомой, с возрастом самки кроссинговер увеличивался, но так как количество случаев было небольшое, то это увеличение было мало заметным.

Обычно определение кроссинговера производят при так называемом обратном скрещивании — скрещивании гетерозиготной самки с гомозиготным по рецессивным генам самцом. При этом скрещивании в последующем поколении получаются два класса некроссинговерных гамет, которые по данным генам сходны с гаметами исходных родителей P_1, и, кроме того, получаются новые комбинации кроссинговерных гамет. В результате деления умноженной на 100 суммы кроссинговерных классов на всю сумму полученного потомства получается процент кроссинговера.

Наиболее заметный результат был выявлен Бриджесом при сравнении потомства, полученного в первые 10 дней жизни и в последующие дни жизни по второй хромосоме. Так, например, при скрещивании гомозиготных по рецессивным генам purple и vestigial с нормальными и при обратных скрещиваниях гетерозиготной самки с гомозиготным самцом purple-vestigial было получено от 8 самок следующее потомство:

Период	Некроссинговерные		Кроссинговерные		Сумма	Процент	Разница
	purple-vest.	normal	purple	vestigial			
I	1195	1339	154	151	2839	10.7	—
II	1238	1539	116	119	3012	7.8	—2.9

От восьми самок, потомство которых учитывалось в 8—10 дней, семь дали понижение кроссинговера в период второй кладки по сравнению с первой; по каждой самке уменьшение было от 0.2 до 8.5% и только у одной самки из восьми при этом эксперименте наблюдалось увеличение кроссинговера на 0.7%, который был

ниже самого малого процента уменьшения. В общем понижение было равно приблизительно 3 единицам.

В описываемом эксперименте количество противоположных классов сходно; стало быть, эти различия не могли быть вызваны большей выживаемостью каких-либо классов. При получении гетерозиготных самок по этим генам от скрещивания линий, у которых рецессивные гены были разъединены, в результате кроссинговера могут получаться как гомозиготные по обеим парам рецессивных генов, так и нормальные по фенотипу мухи. При получении гетерозиготных самок от скрещивания P_1 $\frac{pur}{pur} + \frac{vest}{vest}$ и при обратном скрещивании гетерозиготных самок $\frac{pur +}{+ vest} \times \frac{pur.vest}{pur.vest}$ данные получались еще более убедительные, а именно: у шести самок этой структуры получено:

Период	Некроссинговерные		Кроссинговерные		Сумма	Процент	±
	purple	vestigial	pur.-vest.	normal			
I	1667	965	146	157	2335	13.0	—
II	1136	1076	88	108	2405	8.1	—4.9

При суммировании обоих экспериментов было получено:

Период	Некроссинговерные	Кроссинговерные	Сумма	Процент	Разница	Процент разницы
I	4566	608	5174	11.8	—	—
II	4984	431	5415	8.0	—3.8	—32

Если принять 11.8 за стандартную сумму кроссинговера, то разница 3.8 составляет 32% от общей суммы 11.8, которую Бриджес принимал за 100. Если учесть, что это понижение составляет около $^1/_3$ общей суммы и что это явление наблюдалось у 13 самок из общей суммы 14, то это указывает на то, что действительно изменение кроссинговера происходит с возрастом самок.

При тщательном просмотре данных Бриджеса обращает на себя внимание тот факт, что у части самок все же процент кроссинговера с возрастом увеличивается. При общем снижении процента, свидетельствующем о том, что величина кроссинговера изменяется с возрастом самки F_1, все же получается некоторое отклонение.

зависящее от каких-то причин. Когда мы ознакомились с этими данными Бриджеса, то пришли к выводу, что эти различия, вероятно, могли зависеть от дифференцированного возраста исходных родительских форм. Мы допустили, что различная норма реагирования на возраст есть следствие той стадии онтогенетического развития их родителей, на которой получены были данные самки.

Теоретически такое предположение вытекало из нашей общей философской концепции, а также из нашей работы с Х-хромосомой. Придя к такому выводу, мы и решили выяснить этот вопрос рядом экспериментов, которые и осуществили в разное время и с разными линиями.

Первые эксперименты, как было уже указано, были сделаны с генами, сцепленными с Х-хромосомой, и явились основанием специальной работы, а второй — со второй хромосомой, результаты которого и послужили основанием для этой работы.

С целью создания более однородных линий попутно применялся тесный инбред. Влиянию инбридинга будет посвящена специальная работа; здесь мы только вкратце остановимся на этом вопросе.

Материал и методика

Материалом для данной работы служила линия *Drosophila melanogaster*, полученная от Института экспериментальной биологии г. Москвы, руководимого акад. Н. К. Кольцовым, со сцепленными генами black, cinnabar, curved, находящимися во второй хромосоме. Основанием для выбора именно этих генов служило то, что этот участок второй хромосомы был исследован Бриджесом и, следовательно, был материал для сравнения. С другой стороны, исследованные участки хромосомы весьма чувствительны к различным влияниям.

Для скрещивания брались гомозиготная самка $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ и нормальный самец линии «Florida». Полученный от такого скрещивания гетерозиготный самец $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ в возрасте 1—2 дней скрещивался с гомозиготной самкой $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$. В результате такого скрещивания получалось два класса потомства: $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ — $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$, среди которого были как самцы, так и самки. Гетерозиготные самки $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ брались для определения кроссинговера. Цифровой материал по опыту № 1, который являлся контрольным, представлен в табл. 1.

Внешне нормальные, но гетерозиготные по всем трем сцепленным

генам самцы в индивидуальных культурах в возрасте 1—2 дней скрещивались с рецессивными самками $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$, которые произошли от одной и той же пары, так что и самец, и самка были родными братьями и сестрами. В опыте самец и самка, в отличие от неинбредных, значились под № 2. Учет кроссинговера у потомства как в этом, так и во всех последующих опытах велся в первые 8 дней жизни и во вторые 8 дней их жизни (цифровой материал сведен в табл. 2). От самца и самки № 2 была взята одна пара — самка $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ и самец $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ — для получения от них потомства в разном возрасте. Потомство от этой пары действительно удалось получить в возрасте 1—2 дней обоих родителей и в возрасте 15—16 дней обоих родителей. После появления личинок в пробирке от скрещивания самца и самки, которые в нашем опыте обозначены цифрой 5, самка была изолирована и содержалась отдельно от самца до 15-дневного возраста. К этому времени она прекратила откладывать оплодотворенные яйца. По истечении 15 дней со дня выхода мух они опять были соединены. Из отложенных после этого яиц развились личинки и мухи, которые произошли от самца и самки № 5 в возрасте 15—16 дней. Цифровой материал по этим опытам приведен в табл. 5 и 6.

После того как в пробирке после скрещивания самца и самки № 2 появились личинки, самец и самка были разъединены и находились отдельно до тех пор, пока не появились от них потомки. В то время как появились мухи от первой пары, самец и самка были использованы опять для скрещивания уже со своими детьми. Гетерозиготный самец № 2 скрещивался со своей дочерью $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$. Гомозиготная самка, которая к этому времени перестала откладывать яйца от предыдущего оплодотворения, скрещивалась со своим гетерозиготным сыном $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$. Когда появились самцы нужной конституции, то самке в это время было 14 дней. Опыт с обратным скрещиванием родителей № 2 велся в одно и то же время и в одном и том же термостате. Среди потомства обратного скрещивания были отобраны гетерозиготные самки $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ для определения кроссинговера. Цифровой материал по этим опытам приведен в табл. 3 и 4.

Самец № 2 жил до 49 дней, и от него удалось получить потомство с его дочерьми, внучками и правнучками. При скрещивании самца с его правнучкой ему было 40 дней, а самке 1—2 дня. У гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$, полученных от этого скрещивания,

был учтен кроссинговер. Цифровой материал приведен в табл. 7. Опыты велись в пробирках диаметром 2.5—3 см и высотой 8—10 см. В качестве пищи применялась смесь, состоящая из 5 г агара, 300 г изюма, 500 г картофеля и 1000 см³ воды.

Таблица «А»

Сводная таблица опытов по изменчивости кроссинговера во второй хромосоме *Drosophila melanogaster* в зависимости от возраста родителей

Возраст исходных родителей P_1	Возраст инбредных самок	Участки хромосом bl—cu	cn—cu	Сумма bl—cu	Сумма мух	Средняя ошибка	Примечание
1. Самка 1 дн. × самец 1 дн.	1—8 дн.	11.08	13.40	24.48	3178	±0.76	Аутбридинг
	8—16 »	12.75	10.78	23.53	2152	±0.91	»
2. Самка 1 дн. × самец 1 дн.	1— 8 »	17.38	22.35	39.73	2295	±1.02	Инбред II × II (брат × сестра)
	9—15 »	16.61	20.74	37.35	2112	±1.05	
3. Самка 14 дн. × самец 1 дн.	1— 8 »	11.04	14.27	25.31	1486	±1.12	Инбред II × I Самка та же, что и в оп. № 2 (мать × сын)
	9—16 »	13.62	18.24	31.86	910	±1.54	
4. Самка 1—2 дн. × самец 16 дн.	1— 8 »	14.85	18.22	33.07	1723	±1.13	Инбред I × II (отец × дочь). Самец тот же, что и в оп. № 2
	9—16 »	16.02	21.18	37.20	1704	±1.17	
5. Самка 1—2 дн. × самец 1—2 дн.	1—10 »	15.70	20.70	36.40	3998	±0.76	Инбред 2 × 2 (брат × сестра). Потомки братьев с сестрой — пары, которая была в оп. № 2
	10—20 »	13.07	18.41	31.48	2938	±0.86	
	20—30 »	11.06	14.42	25.47	2343	±0.90	
6. Та же пара P_1 в возрасте 15—16 дн.	1—10 »	9.81	17.33	27.14	1425	±1.17	—
	10—20 »	9.67	16.03	25.75	910	±1.44	
	20—30 »	12.54	16.63	29.17	1371	±1.22	
7. Самка 1—2 дн. × самец 40 дн.	1— 8 »	10.36	24.17	34.53	1448	±1.24	Инбред I × II, 1 × 3, 1 × 4 (самка является внучкой самца который был в оп. № 2 и 7)
	9—16 »	11.33	23.75	35.08	1006	±1.50	

В каждую пробирку для определения кроссинговера помещались одна самка и один гомозиготный самец. Самка в пробирке оставалась два дня, а затем перегонялась на свежий корм. Подсчет мух велся после выхода всех мух.

Опыты велись в деревянном термостате с нижним ламповым обогревом при оптимальной в нем влажности. Оптимальная влажность достигалась при помощи слоя воды на железном противне, которым отделяли верхнюю часть термостата от нижней, в котором находились лампочки. Температура термостата поддерживалась 23—25°.

Сводка результатов всех опытов приведена в табл. «А». Номера по порядку, с указанием возраста P_1, соответствуют номерам таблиц, в которых приведены все цифровые материалы опытов.

В выполнении экспериментальной части работы принимал участие ассистент кафедры генетики ТСХА Федоров А. А., которому приношу свою искреннюю благодарность.

Обсуждение результатов

Подобно опытам с Х-хромосомой, исследование кроссинговера во второй хромосоме начиналось с учета возраста родителей гибридных самок, у которых учитывался кроссинговер. При этом гибридные самки получались от родителей 1—2 дней, и дальше проводилась дифференциация возраста как самцов, так и самок. Во всех опытах самки брались гомозиготные по генам black, cinnabar, curved. Генетическая структура самок может быть выражена следующими символами: $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$, самцы же брались гетерозиготные по данным генам, в связи с чем генетическая структура самца может быть выражена следующими символами: $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$.

При скрещивании гомозиготной самки в возрасте 1—2 дней с гетерозиготным самцом того же возраста получается потомство двух родов, если же принимать во внимание пол,— похожее как на самку, так и на самца. Среди потомства обоих родов бывают как самцы, так и самки; из этого потомства для определения кроссинговера отбирались гетерозиготные самки $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$.

Оказывалось, что у гетерозиготных самок в первые 8 дней жизни от однодневных родителей кроссинговер между генами был равен 24—48%. У этих же гетерозиготных самок в возрасте 9—16 дней кроссинговер несколько снизился и выражался цифрой в 23.53%. Снижение было совершенно незначительное, и ему мы особого значения не придаем, так как не это является целью наших исследований (табл. 1).

Среди потомков самки $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$, которая у нас была обозначена № 1, и самца $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$, который тоже был обозначен № 1, была отобрана одна пара: самка $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ и самец $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$; эта пара была от одних и тех же родителей в возрасте 1—2 дней. Эта пара, являющаяся братом и сестрой и обозначенная нами цифрой 2, была скрещена тоже в возрасте 1—2 дней, и от нее было получено потомство, которое как по фенотипу, так и по генотипу было похоже на родителей.

Таблица 1

P_1. Самка № 1 $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ — 1 день × самец № 1 $\frac{bl\ cn\ cu}{+\ +\ +}$ — 1 день

От 7 гетерозиготных самок получено	Возраст гибридных мух в днях (F_1)			
	1—8	9—16		
$\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$, $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$	2462	1722		
$\frac{bl\ +\ +}{+\ cn\ cu}$	290	198		
$\frac{bl\ cn\ +}{+\ +\ cu}$	364	156		
$\frac{bl\ +\ cu}{+\ cn\ +}$	62	76		
Сумма мух	3178	2152		
% кроссинговера между генами			Разница	Процент разницы
bl — cn	11.08	12.75	+1.67	+15.07
cn — cu	13.40	10.78	—2.70	—20.15
bl — cu	24.48	23.53	—1.03	— 4.21

Среди $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ и $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ были как самцы, так и самки. Самки $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ были взяты для определения кроссинговера, а самка $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ и самец $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ — для дальнейшего инбреда. Оказалось, что у шести гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ от родителей № 2, когда им было 1—2 дня, кроссинговер в первые 8 дней жизни был значительно выше, чем у родителей неинбредных, и достигал за этот же период 39.73%, превышая, таким образом, кроссинговер у неинбредных родителей на 15.35%. Если это выразить в процентах к сумме кроссинговера от неинбредных родителей, то это составит более 61. Далее, с возрастом гибридных самок кроссинговер у них немного снижается. Это снижение наблюдается во всех исследованных участках второй хромосомы. Общая сумма процента снижения в возрасте 9—16 дней равна 2.38. Характерно, что это различие в величине кроссинговера у самок от инбредных и неинбредных родителей того же возраста также сохраняется и в возрасте 9—16 дней жизни последних, выражаясь абсолютной цифрой 13.82, или свыше 58%. Результаты этого опыта сведены в табл. 2.

Таблица 2

P_1. Самка № 2 $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ (сестра) в возрасте 1—2 дней и самец № 2 $\frac{bl\ cn\ cu}{+\ +\ +}$ (брат) в возрасте 1—2 дней

От 6 гетерозиготных самок получено	Возраст гибридных мух в днях (F_1)			
	1—8	9—16		
$\left.\begin{matrix}+ & + & + \\ bl & cn & cu\end{matrix}\right\}$	1493	1401		
$\left.\begin{matrix}bl & + & + \\ + & cn & cu\end{matrix}\right\}$	289	273		
$\left.\begin{matrix}bl & cn & + \\ + & + & cu\end{matrix}\right\}$	403	360		
$\left.\begin{matrix}bl & + & cu \\ + & cn & +\end{matrix}\right\}$	110	78		
Сумма мух	2295	2112		
% кроссинговера между генами			Разница	Процент разницы
bl — cn	17.38	16.61	—0.77	—4.43
cn — cu	22.35	20.74	—1.61	—7.20
bl — cu	39.73	37.35	—2.38	—5.99

Общий вывод тот, что с возрастом гибридных самок от молодых родителей кроссинговер во второй хромосоме слегка снижается. В этой части наши данные целиком совпадают с теми, что впервые установил Бриджес. Кроссинговер у инбредных самок в результате скрещивания брата с сестрой значительно выше, чем у неинбредных. Это различие сохраняется также и с возрастом гибридных самок. Это новый факт, который установлен нами.

Но самые интересные результаты получаются тогда, когда были взяты родители различного возраста. В следующем опыте самка № 2 в возрасте 14 дней, после того как она прекратила откладывать яйца от предыдущего оплодотворения, была скрещена с молодым самцом, только что вылупившимся из куколки, который одновременно являлся ее сыном. Таким образом самка была в возрасте 14—15 дней, а самец в возрасте 1—2 дней. У семи гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ от родителей этого возраста в первые 8 дней жизни кроссинговер между генами black — curved был равен 25.31%. Сравнивая кроссинговер у дочерей от этой самки, когда ей был 1 день, с самцом такого же возраста, являющимся ее же братом, и кроссинговер ее дочерей, когда ей было 14 дней, имеем уменьшение на

14.42%, что составляет свыше 36%. Таким образом с возрастом самки кроссинговер у ее дочерей уменьшается. Еще более интересные результаты получаются при учете кроссинговера у дочерей этой самки в возрасте 9—16 дней. Оказалось, что кроссинговер у ее дочерей в возрасте 9—16 дней увеличился во всех участках хромосомы и выражается в 31.86%, что составляет разницу + 6.55%, или 25.88%, по сравнению с первыми 8 днями жизни. За тот же период у самок в молодом возрасте кроссинговер снизился на 6% (5.99). Таким образом здесь выявляется новая закономерность — та, что кроссинговер у гетерозиготных самок от родителей: самка 14 дней и самец 1 день, с возрастом гибридных самок увеличивается (табл. 3).

Таблица 3

P_1. Самка № 2 $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ (мать) в возрасте 14 дней × самец № 3 $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ (сын) в возрасте 1 дня

От 7 гетерозиготных самок получено	Возраст гибридных мух, в днях (F_1)		Самец № 3 от инбридинга сестры с братом	
	1—8	9—16		
$\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$	1118	632		
$\frac{bl\ +\ +}{+\ cn\ cu}$	156	112		
$\frac{bl\ cn\ +}{+\ +\ cu}$	204	154		
$\frac{+\ cn\ +}{bl\ +\ cu}$	8	12		
Сумма	1486	910		
% кроссинговера между генами			Разница	Процент разницы
bl — cn	11.04	13.62	+5.58	+27.82
cn — cu	14.27	18.27	+3.97	+27.82
bl — cu	25.31	31.86	+6.55	+25.88

Интересное явление наблюдается также и при скрещивании самца № 2, когда ему было 16 дней, с 1-дневной самкой, которая одновременно была его дочерью. У шести гетерозиготных самок $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ от этого скрещивания в возрасте первых 8 дней жизни кроссинговер выражается в 33.07%. Если сравнить это количество с кроссинговером контрольных, то получается значительное увеличение кроссинговера. При сравнении кроссинговера самок от родителей: самке 14 дней, а самцу 1 день, также увеличение равно 7.76%. Следовательно, получается совершенно четкая картина, что при увеличении

возраста самки до определенного предела кроссинговер у ее дочерей падает, а при увеличении возраста самца до определенного возраста кроссинговер у его дочерей увеличивается [1], т. е. получается такая же закономерность, как и в первой хромосоме.

С возрастом гибридных самок от 1-дневной самки и самца 16-дневного кроссинговер у них также увеличивается во всех исследованных участках хромосомы, как и в опыте № 3. Однако различие и в период 9—16 дней жизни гетерозиготных самок остается почти на прежнем уровне, выражаясь цифрой 4.13%. Стало быть, можно определенно утверждать, что от родителей различного возраста с возрастом гибридных самок кроссинговер не уменьшается, а увеличивается.

Такая же закономерность наблюдалась и в некоторых опытах с X-хромосомой (табл. 4).

Таблица 4

P_1. Самка № 3 $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ (дочь) × самец $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ (отец). Самка в возрасте 1—2 дней, самец в возрасте 16 дней

От 6 гетерозиготных самок получено	Возраст гибридных мух в днях (F_1)			
	1—8	9—16		
$\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$	1208	1112		
$\frac{bl\ +\ +}{+\ cn\ cu}$	201	231		
$\frac{bl\ cn\ +}{+\ +\ cu}$	259	319		
$\frac{bl\ +\ cu}{+\ cn\ +}$	59	42		
Сумма мух	1723	1704		
% кроссинговера между генами			Разница	Процент разницы
bl — cn	14.85	16.02	+1.17	+ 7.88
cn — cu	18.22	21.18	+2.96	+16.24
bl — cu	33.07	37.20	+4.13	+12.49

От самца и самки № 2 была взята одна пара — самка $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ и самец $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$, для получения от них гетерозиготных самок в разном возрасте, с целью определения у них кроссинговера. От этой пары удалось получить потомство в возрасте 1—2 дней и в возрасте

[1] Вопрос, где тот предел, после которого кроссинговер изменяется, является также предметом наших настоящих исследований.

15—16 дней. В результате определения кроссинговера оказалось, что у гетерозиготных дочерей $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$ от 1—2-дневных родителей кроссинговер в первые 10 дней кладки яиц был равен 36.40%, а у гетерозиготных самок $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$, полученных от той же пары в возрасте 15—16 дней, кроссинговер был значительно ниже и за тот же период выражался в 27.14%. Тут опять-таки совершенно четко выступает та же самая закономерность, что с возрастом самки кроссинговер у ее дочерей уменьшается.

Характерно, что с возрастом самих гетерозиготных самок, полученных от молодых родителей, кроссинговер у них все время уменьшается (табл. 5). В то же самое время у гетерозиготных самок от родителей 15—16-дневного возраста кроссинговер уменьшается только во вторые 10 дней кладки (10—20), а в возрасте 20—30 дней кроссинговер увеличивается как по отношению ко второму периоду кладки, так и по отношению к первому. Последнее указывает на то, что различие в кроссинговере у гетерозиготных самок от старых и молодых родителей носит, несомненно, более глубокую природу. Результаты этих опытов приведены в табл. 5 и 6.

Таблица 5

P_1. Самка № 3 $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ × самец № 3 $\frac{+\,+\,+}{bl\ cn\ cu}$. Оба родителя в возрасте 1—2 дней (брат и сестра)

От 8 гетерозиготных самок получено	Возраст гетерозиготных самок 1 поколения		
	1—10 дн.	10—20 дн.	20—30 дн.
$\left.\begin{matrix} + & - & + \\ bl & cn & cu \end{matrix}\right\}$	2721	2104	1815
$\left.\begin{matrix} bl & + & + \\ + & cn & cu \end{matrix}\right\}$	450	293	190
$\left.\begin{matrix} bl & cn & + \\ + & + & cu \end{matrix}\right\}$	648	450	269
$\left.\begin{matrix} bl & + & cu \\ - & cn & + \end{matrix}\right\}$	179	91	69
Сумма мух	3998	2938	2343
% кроссинговера между генами			
bl — cn	15.70	13.07	11.05
cn — cu	20.70	18.41	14.42
bl — cu	36.40	31.48	25.47
Разница по отношению к первым 10 дням	—	— 4.92	—10.93
% разницы по отношению к первым 10 дням	—	—13.51	—30.0

Таблица 6

P_1. Самка № 3 $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ в возрасте 15—16 дней × самец № 3 $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ в возрасте 15—16 дней

От 6 гетерозиготных самок получено	Возраст гетерозиготных самок I поколения		
	1—10 дн.	10—20 дн.	20—30 дн.
$\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$	1073	695	1015
$\frac{bl\ +\ +}{+\ cn\ cu}$	105	67	128
$\frac{bl\ cn\ +}{+\ +\ cu}$	212	126	184
$\frac{bl\ +\ cu}{+\ cn\ +}$	35	22	44
Сумма мух	1425	910	1371
% кроссинговера между генами			
bl — cn	9.81	9.67	12.54
cn — cu	17.33	16.08	16.63
bl — cu	27.14	25.75	29.17
Разница по отношению к первым 10 дням	—	—1.39	2.03
% разницы по отношению к первым 10 дням	—	—5.15	6.0

Нам, к сожалению, не удалось пока осуществить эксперимент по развернутой схеме с одним и тем же самцом разного возраста, исключив влияние инбридинга на кроссинговер, которое мы считаем вполне доказанным вышеприведенными данными, и поэтому сделать заключение о том, что увеличение возраста самца будет пропорционально увеличивать кроссинговер у его дочерей, мы не можем.

Может быть, в каком-либо возрасте он будет давать самок с обратной картиной. Что касается самца № 2, то от него было получено потомство в то время, когда ему было 40 дней. Дочь его была в возрасте 1 дня, которой самец № 2 приходился одновременно отцом, дедом и прадедом, так что в результате сложного инбридинга, хотя мы и брали самок 1—2 дней, но эти самки могли иметь хромосому от самца № 2 не в возрасте 1 дня, а в возрасте 30 дней. Следовательно, гетерозиготная самка могла содержать не одну хромосому от молодых самок, а вторую от старого самца, а могла иметь и хромосому от матери, которая подвергалась длительное время влиянию старого самца. Все это могло запутать истинную картину. Тем не менее у гетерозиготных самок от самца № 2 в возрасте 40 дней и его дочери, внучки и правнучки в возрасте 1 дня кроссинговер в первые 8 дней жизни был выше, чем

от этого же самца в возрасте 16 дней и его дочери в возрасте 1—2 дней, на 1.46%, выражаясь цифрой 34.53. В возрасте 9—16 дней жизни этих гетерозиготных самок кроссинговер у них повысился всего на 0.55, достигая, таким образом, 35.08 единицы. Уже то, что кроссинговер у его дочерей в возрасте 9—16 дней не повышался так резко, как у его дочерей опыта № 4, свидетельствует о том, что состояние генотипа у него в этом возрасте иное. Иным надо считать его генотип даже также и по сравнению с тем временем, когда ему было 1—2 дня, так как тогда кроссинговер у его дочерей с возрастом заметно падал (см. табл. 4 и 2). Результаты опыта с самцом № 2 в возрасте 40 дней представлены в табл. 7.

Таблица 7

P_1. Самка № 6 $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ — правнучка, внучка — дочь × самец № 2 $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ — прадед, дед, отец. Возраст самца 40 дней, самки 1—2 дня

От 5 гетерозиготных самок получено	Возраст гибридных самок, в днях (F_1)			
	1—8	9—16		
$\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$	966	636		
$\frac{bl\ +\ +}{+\ cn\ cu}$	132	102		
$\frac{bl\ cn\ +}{+\ +\ cu}$	332	256		
$\frac{bl\ +\ cu}{+\ cn\ +}$	18	12		
Сумма мух	1448	1006		
% кроссинговера между генами			Разница	Процент разницы
bl — cn	10.36	11.33	+0.97	+9.36
cn — cu	24.17	23.75	—0.42	—7.73
bl — cu	34.53	35.08	—0.55	+1.59

Выводы

Анализируя результаты всех опытов, рассмотренных нами, мы приходим к следующим выводам.

1. Кроссинговер во второй хромосоме у гетерозиготных самок зависит от возраста родителей, в котором эти самки были получены.

2. Самки в старом возрасте при скрещивании с молодыми самцами дают дочерей, у которых кроссинговер ниже, чем у самок от молодых самок и старых самцов.

3. С возрастом гибридных самок кроссинговер изменяется различно в зависимости от возраста родителей, в котором эти самки получены.

4. Следовательно, норма реакции организма на внешние воздействия различна в зависимости от того, в каком возрасте были родители, давшие данных дочерей, а это свидетельствует о том, что каждому состоянию фенотипа соответствует свое состояние генотипа, как комплекса наследственных задатков.

5. Признание неадекватного наследования модификации, которой соответствует определенное состояние генотипа, логически вытекает из сказанного.

6. Диалектическое единство фенотипа и генотипа и переход фенотипа в генотип являются общим выводом из данных опытов.

7. Инбридинг не является нейтральным, а обусловливает иное состояние процессов в наследственной плазме, которое может быть вполне реально учтено в процессе учета кроссинговера.

ЛИТЕРАТУРА

1 Bridges C. B., A linkage variation in Drosophila, Journ. Exp. Zool., 19, 1—21, 1915.
2 Plough H. H., The effect of temperature on crossing-over in Drosophila, Journ. Exp. Zool., 24, 147—209, 1917.
3 Plough H. H., Further studies on the effect of temperature on crossing-over, Journ. Exp. Zool., 32, 187—201, 1921.
4 Muller H. J., The mechanism of crossing-over, Amer. Nat., 50, 193—221, 284—305, 350—366, 421—434, 1916.
5 Muller H. J., The regionaly differential effect of x-rays on crossing-over in autosomes of Drosophila, Genetics, 10, 470—507, 1925.
6 Muller H. J., Induced crossing-over variation in X-chromosome of Drosophila, Amer. Nat., 60, 192—195, 1926.
7 Bridges C. B., The relation of age female to crossing-over in the third chromosome of Drosophila melanogaster, Journ. Gen. Physiol., 8, 689—700, 1927.
8 Stern C., An effect of temperature and age on crossing-over in the first chromosome of Drosophila melanogaster, Proc. Natl. Acad. Sci., 12, 530—532, 1926.
9 Bridges C. B., Variation in crossing-over in relation to age of female in Drosophila melanogaster, Carnegie Inst. of Washington, № 399, p. 63—89, 1929.

A. R. JEBRAK. VARIATIONS OF THE CROSSING-OVER IN THE SECOND CHROMOSOME (*DROSOPHILA MELANOGASTER*) DEPENDING UPON THE PARENTS'AGE

SUMMARY

Introduction

The dependence of the crossing-over from the parents in the first chromosome was the basic statement for the experiments with other chromosomes.

In this paper we shall expose our experiments with the second chromosome.

For these experiments a culture was taken containing the following genes: black, cinnabar and curved. These genes were taken because Bridges investigated the influence of the females age in this section of the second chromosome. In this experiment parents of different ages were taken as it was done with the first chromosome. The difference between these experiments is that the parents who gave heterozygous females were strictly defined, the culture was inbreeded and this new factor was studied.

The results of our experiments are indicated in table «A».

Table «A»

Results of crossing-over in the second chromosome of *Drosophila melanogaster* in connection with the age of females F_1 and the age of the males and females P_1

Age of P_1	Age of hybride females	Section of chromosome bl—cn	cn—cu	bl—cn	Sume	Average mistake	
1. Female 1—2 d. × Male 1—2 d.	1—8 d.	11.08	13.40	24.48	3178	± 0.76	Outbreed
	9—16 »	12.75	10.78	23.53	2152	± 0.91	»
2. Female 1—2 d. × Male 1—2 d.	1—8 »	17.38	22.35	39.73	2295	± 1.02	Inbreed II × II
	9—16 »	16.61	20.74	37.35	2112	± 1.05	
3. Female 14 d. × Male 1 d.	1—8 »	11.04	14.27	25.31	1386	± 1.12	Inbreed II × I
	9—16 »	13.62	18.24	31.86	910	± 1.54	
4. Female 1—2 d. × Male 16 d.	1—8 »	14.85	18.22	33.07	1723	± 1.13	Inbreed I × II
	9—16 »	16.02	21.18	37.20	1704	± 1.17	
5. Female 1—2 d. × Male 1—2 d.	1—10 »	19.70	20.70	36.40	3998	± 0.76	Inbreed II × II
	10—20 »	13.07	18.41	31.48	2938	± 0.86	
	20—30 »	11.05	14.42	25.47	2343	± 0.90	
6. Female 15—16 d. × Male 15—16 d. the same paire	1—10 »	9.81	17.33	27.14	1425	± 1.17	Inbreed II × II
	10—20 »	9.67	16.08	25.75	920	± 1.44	
	20—30 »	12.54	16.63	29.17	1371	± 1.22	
7. Female 1—2 d. × Male 40 d.	1—8 »	10.36	24.17	34.53	1448	± 1.24	Inbreed I × II, III, IV
	9—16 »	11.33	23.75	35.08	1006	± 1.50	

Discussion

The heterozygous females from 1—2 days old parents without inbreeding gave 24.48 per cent of crossing-over during the first 8 days of their life. At the age of 9—16 days the percentage of crossing-over decreased.

When the heterozygous males $\frac{+\ +\ +}{bl\ cn\ cu}$ and homozygous females $\frac{bl\ cn\ cu}{bl\ cn\ cu}$ were taken from the same mother and father the crossing-over of their daughters was 39.73 per cent during the first 8 days of their life. At the age of the 9—16 days the crossing-over of the same females was 37.35 per cent.

As you may see it from table «A» the crossing-over decreased in both sections of the chromosome.

A more peculiar case was observed when the same female 14 days old was crossed with a male 1—2 days old. The daughters of this female P_1 gave 25.31 per cent of crossing-over during the first 8 days of their life. With the increase in age of these females their crossing-over increased in both sections of the chromosome till 31.86 per cent.

As you may see it, the same mother had daughters at a different age with a different per cent of crossing-over. With the increase in age of these heterozygous females the crossing-over varied in different directions.

The same male who gave daughters of the age of 1—2 days was mated at the age of 16 days with a female 1—2 days old. This female was his daughter. As a result of this mating females were got with a crossing-over of 33.07 per cent. With the increase in age of these females their crossing-over was increasing in both sections of the chromosome.

These experiments gave the same results as the experiment with the first chromosome, viz. the daughters of old females and young males show a lower per cent of crossing-over than those of old males and young females. The following experiments and the experiments with the same male at the age of 40 days indicate that the crossing-over of the daughters of old males and young females is higher than that of the young males and old females.

A female and a male as a result of inbreeding were mated at the age of 1—2 days and gave daughters with 36.40 per cent of crossing-over during the first 10 days of their life. The same pair was mated at the age of 15—16 days and gave daughters who had only 27.14 per cent of crossing-over for the same time.

As you see both parents at the age of 15—16 days had daughters with a lower per cent of crossing-over. With the increasing age females rom parents of a different age have a different variation in their crossing-over.

For example — daughters from 1—2 days old parents have a lower per cent of crossing-over during the whole period of their life. But heterozygous females from 15—16 days old parents show during 20—30 days an increase in the percentage of their crossing-over.

Analyzing the results of all the tests considered in this paper we come to the following conclusions:

1. The crossing-over of the heterozygous females in the second chromosome depends upon the age of their parents at which these females were got.

2. Old females crossed with young males have daughters with a lower crossing-over than these from young females and old males.

3. The crossing-over varies in a different way in accordance with the hybride females' age and depending upon the parents' age at which these females were got.

4. Consequently the norm of reaction of the organism to external influence is different. It depends upon the parents' age at which the daughters were got. This proves that every condition of the fenotype corresponds to its own condition of the genotype as a complex of hereditary dispositions.

5. The unadequate inheritance of modifications corresponding to a definite condition of the genotype is a logic deduction of the aforesaid.

6. The general conclusion following out of the given tests is the dialectic unity of the fenotype and the genotype and the transition of the fenotype into the genotype.

7. Inbreeding cannot be considered as neutral. It indicates another state of processes in the hereditary plasm which might be actually taken into consideration in the process of crossing-over.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Д. А. КИСЛОВСКИЙ

ПРОБЛЕМА ОВЛАДЕНИЯ ПРОЦЕССОМ ЭВОЛЮЦИИ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ[1]

Воздействие человека на эволюцию одомашненных животных шло разными путями. Первый нашедший себе применение метод заключался в изменении внешней среды, в которой жили животные, что привело к изменению направления естественного отбора, сохранявшего на первых порах развития животноводства доминирующее значение и лишь с течением времени уступившего первое место искусственному отбору. Второй, более поздний метод сводился к воздействию на эволюцию домашних животных, т. е. к отбору по индивидуальным качествам отдельных животных (отбор по фенотипу), в первую очередь по экстерьеру, но впоследствии и по производительности. Оба метода, известные еще задолго до капитализма, лишь при нем дали соответствующие результаты. Третьим, новым методом является отбор по генотипу. Капиталистическое хозяйство разработало два пути оценки генотипа на животных: по происхождению и по потомству, но, вследствие противоречий, заложенных в самом капиталистическом хозяйстве, не сумело использовать этот метод до конца. Четвертый метод — метод племенной работы — заключался в разведении не отдельных индивидуумов, а связанных групп животных — пород, имеющих более или менее сложную структуру целого. Развитие этого метода, однако, еще менее возможно при капиталистическом хозяйстве, и только в Советской стране, где отсутствуют межхозяйственные перегородки в зоотехнии, последние методы могут дать полностью свои результаты.

Эволюция животных в одомашненном состоянии, по сравнению с эволюцией диких животных, представляет собой много своеобразного. Задачей настоящей работы и является обрисовать в основных чертах эту специфику. Первые этапы эволюции домашних животных я могу здесь лишь наметить, подробнее же остановлюсь только на последних этапах. Несомненно, и первые этапы овладения диким животным с его переводом в одомашненное состояние и первые этапы его эволюции после этого перевода представляют огромный интерес для зоотехнии. Конечной целью при разведении животных всегда является не просто эксплоатация последних — извлечение хозяйственной выгоды из них в том состоянии и виде, в каком они находятся в данное время,— но и изменение животных в соответ-

[1] Из Трудов Комиссии по проблеме происхождения, эволюции и породообразования домашних животных.

ствии с дальнейшими целями животноводства. Сознательное, плановое управление эволюцией домашних животных, творчество новых форм— вот идеал зоотехнии.

В своей деятельности зоотехникам-практикам волей-неволей приходилось руководить эволюцией домашних животных. Эти попытки практиков были далеко не бесплодны. Человечеству, несомненно, удалось путем зоотехнической работы глубоко перестроить биологическую природу разводимых животных. Проследить отдельные этапы этого постепенного овладения процессом эволюции домашних животных, вскрыть его закономерности является одной из необходимейших предпосылок рационального животноводства.

Еще в эпоху доисторическую — с первого столкновения с диким животным, и особенно с момента одомашнивания — человек и его активная деятельность стали одним из важных факторов дальнейшей эволюции домашних животных. Но у примитивного, доисторического человека не было и не могло быть сколько-нибудь определенных эволюционных представлений; поэтому трудно вообразить, чтоб он сознательно, целеустремленно взялся за переделку животных. Его цель была — просто овладеть ими и подчинить их своей воле. При этом человек невольно ставил этих вчера еще диких животных в новые условия, в новые взаимоотношения со средой, по сравнению с теми, в которых находились их дикие предки. Он до некоторой степени ограничивал их передвижение и перекочевки, охранял от врагов и хищников, изменял условия питания. Каждое из этих изменений в отдельности было, быть может, не велико и не могло само по себе оказать большого влияния на одомашненных животных, но в совокупности и на более или менее длительном промежутке времени эти изменения взаимоотношения животного и среды вели к изменению направления естественного отбора. Вопрос о том, не могли ли эти изменения быть причиной повышения их наследственной изменчивости, мы предпочитаем в настоящем случае оставить открытым. На первых стадиях одомашнивания так же, как и у диких животных, ведущая роль оставалась за естественным отбором. Деятельность человека лишь изменила направление этого естественного, стихийного процесса. Этим путем были получены весьма существенные изменения в организме домашних животных по сравнению с дикими. Большинство так называемых признаков одомашнения, несомненно, именно такого происхождения (уменьшение роста одомашненного рогатого скота по сравнению с диким туром, изменение строения его холки, рогов и т. д.). Тогда же, в глубокой, доисторической древности, человек стал активно приходить на помощь этому естественному отбору. Это был тот искусственный отбор, который Дарвин (1868) назвал «бессознательным», т. е. отбор, не ставивший себе заранее намеченной цели изменить природу

животных: человек уничтожал или, наоборот, сохранял животных с определенными качествами просто потому, что эти качества были ему либо неудобны (уничтожение, например, чересчур буйных быков), либо нравились. При этом возможны, конечно, и такие случаи, когда человек убивал на мясо животных из своего стада, наиболее его как раз удовлетворявших своими потребительскими качествами, и тем тормозил процесс, протекавший в желательном для него направлении. С подобными приемами мы часто встречаемся и в более близкое к нам время (Печищев, Нолинская овца[1]), и есть все основания полагать, что часто так же обстояло и с примитивным человеком.

Стадия «бессознательного отбора» могла в дальнейшем продолжаться лишь при изменившихся производственных отношениях, вернее всего, после перехода к кочевому скотоводству, когда животных стали разводить большими стадами, что давало возможность выбирать животных и доставляло больший материал для наблюдения и сравнения.

На этой стадии человек приходил, на основании опыта и наблюдений, к осознанию того, что потомки сходны с предками и что, отбирая предков с определенными качествами, можно хотя бы до некоторой степени обеспечить рождение потомков со сходными качествами. Это было уже громадным прогрессом. С этого времени, т. е. со времени более сознательного применения целеустремленного искусственного отбора, началась новая эпоха эволюции домашних животных. Человек отныне являлся не просто фактором, влияющим на изменение процесса естественного отбора, но сам становился руководителем этого процесса эволюции.

Когда этот важный шаг был сделан?

Определенно ответить на этот вопрос трудно. Еще Дарвин указывал, что «между систематическим и бессознательным отбором мало разницы,— бессознательный отбор так незаметно переходит в систематический, что почти нет возможности разграничить их»... Но тот же Дарвин показывает, что не только культурные народы древности, но и «полуцивилизованные племена» и даже так называемые «дикари» Центральной Африки уже знают отбор.

Искусственный отбор животных, т. е. сохранение на племя животных, обладающих наиболее удовлетворяющими хозяйствующего человека свойствами, и был первоначально основным методом активного вмешательства человека в процесс эволюции домашних живот-

[1] L. c., стр. 38: «При оставлении (баранов) на племя руководствуются не качеством баранчика, его развитием, шерстностью и т. д., а, наоборот, оставляют тех, относительно которых есть опасения, что они вследствие плохого развития не смогут вынести операции (кастрации). Конечно, такой «подбор» не может дать чего-либо хорошего»...

ных. Хотя в более или менее несистематической форме подобный искусственный отбор и применялся с древнейших времен, но, как говорит Дарвин (l. c., стр. 420), «в последнее столетие начало это было официально признано и ему стали следовать в гораздо большей степени, чем следовали в какое-либо прежнее время, и получили вполне соответственный результат»...

В связи с этим нам не мешает заняться более углубленным изучением техники выбора животных и употреблявшихся на практике методов спаривания в этот период, характеризующийся неслыханными прежде темпами изменения и улучшения домашних животных. В докапиталистическую эпоху процесс породообразования шел чрезвычайно медленно: на пространстве всей Европы едва ли возникает одна-две породы в столетие. В противовес этому в течение короткого промежутка времени — конец XVIII и начало XIX в. — мы в одной Англии наблюдаем возникновение огромного количества новых пород всех видов домашних животных. «Как по мановению волшебной палочки,— по выражению одного английского автора,— здесь было вызвано к жизни до 10 пород крупного рогатого скота (лонгхорны, шортгорны, суссексы, девоны, герефорды, абердино-ангусы, галловеи, айрширы, ред-поллы), не менее 10 пород свиней, до 35 пород овец, до 6 пород лошадей и т. д.».

Невольно возникает вопрос, в чем же причина этого резкого взрыва породообразования? С самого начала очевидна несостоятельность взгляда тех старых зоотехников, которые, как, например, Вилькенс (Wilkens, 1880), основным породообразующим моментом считали физико-географические условия. Мы должны были бы при таком резком повышении породообразовательного процесса по меньшей мере предположить наличие крупных геологических, если не космических переворотов. На самом деле ничего подобного не было, никакой революции физико-географического порядка не произошло. Но, обратив взоры в совершенно другую сторону, мы увидим, что действительно революция, именно в Англии и именно в это время, имела место. Историки обыкновенно называют ее промышленной революцией. Революция эта совершилась в области производственных и социальных взаимоотношений между людьми. Следствием ее были огромные сдвиги в технике и экономике. Это была эпоха возникновения и бурного развития промышленного капитализма — зародилась машинная индустрия. Это был век технических изобретений и их применения в промышленности. Вытеснение замкнутого натурального хозяйства, вовлечение всех областей продуктивного труда в интенсивный промышленный товарный оборот, колоссально возросший спрос и на продукты животноводства — все это потребовало и новой техники, могущей выполнить новый социальный заказ.

То же произошло и в интересующей нас области практической

зоотехнии. Дело не в том, что чаще стали следовать принципу, известному еще полуцивилизованным народам и даже «дикарям», а дело в том, что в технике появилось нечто качественно новое. Старый принцип отбора, хотя бы и проводимый в более систематической форме, сам по себе не обеспечил бы таких темпов. Нашей задачей и будет проанализировать, в чем состояли эти изменения техники скотоводства.

Последние были, конечно, теснейшим образом связаны с изменениями в технике сельского хозяйства вообще. Для нас здесь особенно интересны введение культуры кормовых растений и установление правильных севооборотов с кормовыми клиньями (например, знаменитый норфолькский четырехпольный севооборот: 1) пшеница, 2) турнепс, 3) ячмень, 4) клевер, возникший во второй половине XVIII в. (Marschall, The rural economy of Norfolk, v. 1, 1787), что, конечно, в свою очередь связано с усовершенствованием земледельческих орудий и улучшением методов обработки почвы.

Одним из существенных моментов повышения техники скотоводства мы должны считать именно эту интенсификацию техники кормления, о высоком уровне которой свидетельствует наличие в севообороте кормовых трав (клевер) и корнеплодов (турнепс). Техника эта во всяком случае резко отличается от той, которая господствовала в Англии на столетие и полтора раньше. Еще в половине XVII в. Маркгам (Markham), тогдашний авторитет в области сельского хозяйства, дает такой совет: «Молодняк рогатого скота следует содержать до возраста трех лет на самых бедных землях, которые иначе не приносят никакого дохода, как то: леса, болота, песчаные дюны и т. п. Содержать их там надо как зиму, так и лето, пока наступит время, когда их можно будет приучать к ярму для работы в плуге или когда они могут итти на продажу или на убой. Если на этих местах корм зимой становится скудным, то должно в лесу разбрасывать кучи соломы или мякину. В этих местах тогда к тому же удобно будет собирать навоз, если в нем явится надобность. Рабочих же волов или молочных коров, из которых хотят ежедневно извлекать пользу, следует содержать на более плодородных местах, где они могли бы находить себе больше пищи. Молочных коров во время лактации можно даже (Д. К.) брать под крышу и подкармливать сеном, если вы живете в стране, где травы и естественных прикрытий мало. В прочих же местах, где много болот и камышей и где есть теплые затишки, можно коров и всю зиму оставлять снаружи, и следует лишь при особенно плохой погоде и глубоком снеге давать немного сена. Сухостойным молочным коровам вообще ничего не следует давать, кроме соломы» (Garvase Markham, The whole art of Husbandry contained in four books III of Breeding, Feeding and Caring of all manner of «Cattell», 1631, p. 243).

Подобная техника кормления и содержания скота была, повидимому, распространена вплоть до самой промышленной революции. По крайней мере, историк английского земледелия Протеро еще для 1720 г., по данным Смисфильдского рынка в Лондоне, указывает средний вес рогатого скота в 370 англ. фун. (168 кг), телят в 50 а. фун. (22.7 кг), баранов и овец в 28 а. фун. (12.7 кг), ягнят в 18 а. фун. (8.1 кг).

Причину такого низкого веса, по Богарту («Экономическая история Соединенных Штатов», русский перевод, стр. 33), надо видеть в том, «что обращалось мало или совсем не обращалось внимания на культуру трав и овощей для корма скота; их оставляли на подножном корму зиму и лето». В конце же века картина резко изменилась: «В 1795 г., после общего введения в Англии корнеплодов и культивированных трав и клевера, вес скота в Лондоне был: рогатый скот 800 англ. фун. (363 кг), телята 148 а. фун. (67.1 кг), бараны и овцы 80 а. фун. (36.3 кг), ягнята 50 а. фун. (22.7 кг)» (l. c., стр. 33).

Таким образом в течение менее чем одного столетия вес крупного рогатого скота и телят более чем удвоился, а овец и ягнят — **почти утроился.**

Улучшение техники кормления сыграло здесь, несомненно, колоссальную роль, и мы не случайно выдвигаем ее на первое место. Но дело, конечно, одной техникой улучшенного кормления не ограничилось. В процессе его стало ясно, что не все животные одинаково выгодно на него реагируют: в то время как одни давали доход, другие съедали все в убыток. Необходимо было научиться отличать животных, оправдывающих обильное кормление. Социальный заказ животноводству был дан на мясо, и мы видим, как развивается новое искусство — уменье выбирать мясной скот, оценивать его по экстерьеру. Появляются специально посвященные этому вопросу труды, как то: «A treatise on the choice, buying and general management of Live Stock: comprising delineations and descriptions of the principal breeds» etc. by authors of the Complete Grazer, London, 1807, или «Observations on Live Stock, containing hints for choosing and improving the best breeds» George Culley, 2 ed., London, 1794 (подчеркнуто мною.—Д. К.).

Разрабатывается экстерьер мясного скота, и идеал сложения мясного животного (параллелепипед) у копирующих «передовое» английское хозяйство европейских зоотехников возводится в догму, в общий идеал сложения всякого животного (см. экстерьерную доктрину Зеттегаста). Вырабатывается и практика оценки мясных достоинств животного ощупыванием («handling»), в котором английские заводчики начала XIX в. были такие мастера. Таким образом вторым моментом улучшения техники животноводства при разведении мясного

скота в XVIII в. следует признать уточнение практики экстерьерной оценки мясных животных.

Но разрыв между потребностями рынка и возможностью удовлетворить его продуктами животноводства все еще оставался; необходимо было поэтому форсировать процессы производства. Тут-то и появляется нечто принципиально новое, не известное прошлым векам,— то самое «improving», о котором говорит Джордж Куллей. Это вновь рожденное «скотозаводское искусство» прямой и непосредственной целью ставило уже себе, если выражаться современными терминами, управление и руководство эволюцией, созданием новых форм животных в соответствии с новыми потребностями.

Из новых элементов техники этого искусства самым главным следует считать, по моему мнению, оценку производителей по потомству.

Некоторые современные генетики, мало интересующиеся конкретными данными истории зоотехнии и считающие, что зоотехнию можно реформировать на основании познания одних «вечных» законов генетики, думают, что метод анализа производителей по потомству изобретен менделистами чуть ли не в нашем веке. На самом же деле доподлинно известно, что и Бэквел (род. в 1725 г., ум. в 1795 г.), и Коллинги, и Бэтс, и многие другие их современники широко пользовались этим приемом и именно ему в значительной степени обязаны своими успехами. Правда, их методика оценки производителей обходилась без пресловутых статистических ошибок и выдержала лишь один, на мой взгляд достаточно надежный критерий истинности — практику.

Хозяйство отдельных капиталистов-фермеров было в начале XIX в. в Англии невелико: например, хозяйство Чарльза Коллинга, распроданное ввиду перехода его на ренту в 1810 г., состояло из 47 животных; хозяйство знаменитого Т. Бэтса — из 68 голов и т. д. На хозяйстве в 47 голов много быков не испытаешь, а оценка производителя по потомству, несомненно, имеет смысл лишь в том случае, если испытывается много быков.

На это в советской литературе впервые указал бывший научный работник Ярославской станции, ныне доцент Свердловского университета, А. Н. Поляков в своем докладе на Костромском зоотехническом совещании в 1928 г. (см. «Материалы», Кострома, 1929, стр. 26).

Капиталистический способ производства, регулируемый рынком, дал в руки английских заводчиков своеобразную возможность поставить на испытание многих производителей. Рынок требовал мяса. Все хозяева хотели произвести его больше и дешевле. Прошло то время, когда у «каждого барона была своя фантазия», руководив-

шая им при выборе животных. Как исключительно ловкие дельцы, Коллинги (а до них и сам Бэквел) воспользовались этим обстоятельством. Они владели в среднем лучшим скотом, чем большинство их современников, и им был поэтому обеспечен сбыт всего мужского молодняка их стада, мало-мальски удовлетворяющего своими формами. Молодняк этот они не продавали, а сдавали в аренду на случной сезон или на год, чтобы в следующем году взять к себе в хозяйство того производителя, от которого будет получено наилучшее потомство.

Как видно из данных, приводимых у Macdonald & Sinclair (1907), этот способ в те времена был в Англии очень распространен; за быка платили по 80—40 англ. фун. за случной сезон.

Этому третьему моменту улучшения скотоводческой техники при переходе к капитализму мы придаем исключительное значение. Тесно с ним связано и другое нововведение, также основывавшееся на потребности в огромном количестве животных для племенной работы, а именно: создание межхозяйственной, объединяющей породу племенной книги.

Но, прежде чем перейти к этому пункту, нужно остановиться еще на одной стороне вопроса. Обычно принято считать одним из нововведений мастеров скотозаводского искусства конца XVIII и начала XIX в. применение родственного разведения — инбридинга. Так, например, даже в официальной истории Шортгорнов, изданной Обществом шортгорнов (см. Shorthorn Breeder's Guide за 1930 г., стр. 11), говорится: «Благодаря их (т. е. братьев Коллингов) смелости в применении бэквеловского нововведения — тесного инбридинга, они вывели более культурный тип шортгорна, чем старый тиссватерский скот».

Не думая, конечно, отрицать факта применения инбридинга Бэквелом, Коллингами, Бэтсом и другими создателями современных культурных пород капиталистического мира, я все же не считаю, что это был новый технический прием, никогда прежде не применявшийся. И до Коллингов и до Бэквела этот метод применялся достаточно часто, по существу даже в большей степени, чем ими. J. Lush (1933) рассчитывает, что в хозяйстве, не приобретающем производителей на стороне, возрастание гомозиготности за поколение равно $1/8\ N$ (где N — число кроющих самцов в поколение). Если, следовательно, в каждом поколении кроет только один самец, как это имеет место в мелком хозяйстве, то возрастание гомозиготности будет равно 12.5% за поколение. В замкнутом, натуральном хозяйстве феодальной эпохи, в особенности там, где животноводством мало интересовались и довольствовались тем, что животные сами разводились, инбридинг таких степеней нарастания за поколение был не редкость. Недаром Вридт (1930), фетиширующий

инбридинг и гомозиготность, доходит до нелепого утверждения, будто молочное скотоводство достигает высоты лишь в странах с мелким хозяйством: «Относительно малые стада невольно повели к применению довольно близкого родственного разведения» (русский перевод, стр. 8), что имело благодетельные последствия, так как «в настоящее время можно сказать, что такое близкое родственное разведение ведет к гомозиготности» (l. c., стр. 9).

Характерно, что среди буржуазных писателей современности это восхваление мелких хозяйств, как генетически более совершенных, встречается не редко. Так, например, проф. Адамец в своем известном учебнике общего животноводства (1926, русское изд. 1933 г., стр. 215) утверждает: «Также весьма важно для практического животноводства признание того, как это указывает Геккер, что вовсе не надо работать с массой индивидуумов, чтобы иметь практический успех».

Если сопоставить темп нарастания гомозиготности в замкнутом хозяйстве, использующем лишь одного быка в поколение, с теми темпами, которые имели место у шортгорнской породы в эпоху ее создания, то мы получим следующую картину:

Таблица 1

	В замкнутом хозяйстве	Поколения[1]			
		1	2	3	4
Темп нарастания гомозиготности	у шортгорнов по Райту	12.5	25.0	37.5	50.0
		3.27	6.54	9.81	13.08

Мы видим, следовательно, что темп нарастания гомозиготности у шортгорнов был вовсе не больше, чем в замкнутом хозяйстве, и мог даже от него отставать. Новым в технике Коллингов и Бэтсов является то, что у них методы спаривания регулировались заводской работой, тогда как в замкнутом хозяйстве инбридинг идет стихийно.

Для того чтобы регулировать методы спаривания, надо знать родословные животных. И действительно, в эту эпоху интерес к родословным настолько возрастает, они становятся настолько необходимы при племенной работе, что создаются межхозяйственные племенные книги, имеющие не просто частное, внутрихозяйственное, а общественное значение.

[1] Принимаем здесь 4.5 года за поколение.

Верные капиталистическому принципу того времени, англичане начала XIX в. предоставили создание племенной книги частной инициативе. Лишь в 1874 г. до сознания заводчиков, наконец, дошло, что племенная книга по существу своему есть общественная ценность и неразумно предоставлять ее для эксплоатации отдельному собственнику. И вот 1 июля 1874 г. создается Общество заводчиков шортгорнского скота для покупки у м-ра Генри Стрэффорда его авторских прав на племенные книги, а также уже изданных им 20 томов. Потребовалось еще более полустолетия, чтобы наиболее передовые мыслящие умы поняли, что новые, возникшие при капитализме, формы производства по существу несовместимы с частнохозяйственной эксплоатацией и требуют изъятия средств производства из частной собственности. А для того, чтобы эти новые идеи воплотились в жизнь, да и то лишь пока в одной стране, потребовалась грандиозная социалистическая революция.

В области скотозаводской техники революция, — правда, не столь глубокая и радикальная, — произошла еще раньше. Признав общественное значение племенной книги (которое фактически книга имела уже полстолетия), английские заводчики не отказались от своих собственнических прав на животных и никому не позволили распоряжаться, хотя бы и в общественных интересах, своим хозяйством. Но фактически они вынуждены были самой жизнью, по крайней мере в одной области племенной работы — в вопросах методов разведения и отчасти систем спаривания, пойти на уступки и согласиться на вмешательство племенной книги, находящейся вне самого хозяйства. Капиталистическое племенное хозяйство — не самодовлеющая единица, оно связано неразрывными узами с другими хозяйствами и регулируется стихией рынка. Чтобы не быть захлестнутыми этой стихией, капиталисты начинают объединяться. Правда, в «племенной промышленности» эта концентрация происходит значительно медленнее, чем в так называемой «обрабатывающей», например в текстильной. Причин тому много: меньшая применимость, в особенности в первое время, машин (капиталистическое племенное хозяйство работает главным образом ручным трудом); затруднительность большой концентрации в производстве; более медленный оборот, поскольку он связан с биологическими циклами жизни разводимых животных, и т. д.

Преимущества более крупных хозяйств в племенном деле можно иллюстрировать табличкой (табл. 2), составленной мною по 47 тому племенной книги «красного комолого скота» (Red Poll Herd Book) в Англии (Кисловский, подготовляется к печати).

В 1930 г. в английских стадах, разводящих «красных комолых», числилось 10 683 головы животных, принадлежащих 352 хозяйствам.

В среднем, следовательно, капиталистическое племенное хозяйство современной Англии далеко не крупное — 30.3 головы на хозяйство. Удельный вес отдельных категорий хозяйств, расположенных по величине, виден в табл. 2. В ней показан процент распределения хозяйств разной величины и распределение общего поголовья по хозяйствам разной величины. Эти графы дают возможность судить о количественном значении хозяйств разных категорий. Мы видим, что крупные хозяйства, имеющие свыше 70 голов, составляют только 7.62% от общего числа хозяйств и в то же время владеют 26.78% от общего поголовья. Наиболее крупное хозяйство одно имеет поголовье в 169 животных. Последние две графы дают показатели успешности племенной работы. Это — прежде всего процент премированных быков, происходящих из хозяйств разной величины, принимая за 100 число премированных животных из мелких хозяйств. Мы видим, что крупные хозяйства дают более чем вдвое (204%) премированных быков по сравнению с мелкими, хотя общее поголовье их даже несколько меньше (26.78% против 29.66% у мелких).

Таблица 2

Величина хозяйств	% от общего числа хозяйств	Владеют поголовьем в % от общего	% премированных быков	Произвели племенных производителей
Мелкие (меньше 30 голов)	64.25	29.66	100	100
Средние (от 30 до 70 голов)	28.13	43.56	169	202
Крупные (свыше 70 голов)	7.62	26.78	204	227
	100.0	100.0	—	—

Последняя графа характеризует эффективность племенной работы с учетом происхождения племенных производителей, работающих в стадах. Оказывается, что поставщиками племенных производителей в первую голову являются именно более крупные хозяйства. Таким образом в современном английском капиталистическом племенном хозяйстве величина последнего является фактором положительным как в количественном, так, тем более, в качественном отношении. Правда, большой концентрации мы в пределах породы «красных комолых» не видим. Но в отношении других пород, большего мирового племенного значения, концентрация имеет место в более крупных размерах. Так, например, племенное хозяйство Маршаля в Шотландии (Bridgebank, Wingtownshire), разводящее шортгорнов мясного, круикшанковского типа, владеет 900 голов. Еще большая,

повидимому, концентрация наблюдается в США. Хозяйство «Роземир», принадлежащее компании Конгден и Бэттлес и разводящее племенной скот абердино-ангусской породы, имеет свыше 700 голов. Хозяйство Брайарклиф Фарм (акционерное общество), в Пайн-Плэйсе, также разводящее абердино-ангусов, повидимому, еще крупнее. Оно зарегистрировало за один 1932 г. в племенной книге 221 голову, тогда как роземировское стадо зарегистрировало всего 181 голову. Три крупнейшие хозяйства, составляющие лишь 0.19% от общего числа хозяйств, владеют 6.85% всего поголовья племенной книги.

Но этот процесс концентрации идет медленно, а в мелком, более изолированном в своей племенной работе хозяйстве, что бы ни говорили некоторые буржуазные ученые, как Вридт (l. c.) или Адамец, племенного дела вести нельзя. Это прекрасно сознавали англичане даже времен Коллингов. Еще в 1808 г. («A Review of Reports», p. 406, цитировано по Дарвину, т. IV, стр. 442) известный агроном того времени Маршаль писал об овцах в одной части Иоркшира: «Так как они принадлежат по большей части бедным людям и держатся небольшими стадами, то никогда не могут усовершенствоваться».

Количество разводимых животных важно для племенного дела не только в силу коммерческих преимуществ. Величина завода имеет огромное техническое значение. Чтобы этот тезис доказать и добиться ясности в этом вопросе, мне придется вступить в конфликт с некоторыми ходячими мнениями, распространенными в зоотехнических кругах, и с некоторыми взглядами в области генетики.

Адамец, например, делает, как было указано выше, такой практический, правильнее было бы сказать — политический вывод из достижений генетики: «Вовсе не надо работать с массой индивидуумов, чтобы иметь (в племенной работе) практический успех». Вывод Адамеца о достаточности для племенной работы немногих животных — глубоко реакционен и выполняет социально-политический заказ буржуазии, которая жаждет стабилизации и закрепления во всех областях бьющегося в кризисе хозяйства, боится революций и хочет успокоить мелкого производителя заверениями, что все обстоит благополучно, а мелкое производство в генетическом отношении научно вполне обосновано и должно и впредь существовать и поставлять промышленному капитализму дешевую и вечно нуждающуюся рабочую силу.

Мелкое хозяйство, как утверждал Вридт (см. выше), благоприятствует инбридингу. Инбридинг же есть вернейшее средство для получения гомозиготности без всяких забот со стороны хозяйства. Поскольку же стабильность гомозиготности объявляется идеалом, к которому должна стремиться племенная работа, постольку вполне логично заключение, что мелкое хозяйство «генетически наиболее рационально».

Так рассуждают упадочные буржуазные идеологи XX в., в отличие от своих же буржуазных собратий эпохи подъема капитализма, впадая в противоречие с объективными фактами капиталистической действительности.

В чем же логическая ошибка этих рассуждений мелкобуржуазных идеологов Вридта и Адамеца? В том, что нельзя на веру принимать распространенные у нас ходячие представления, будто идеалом племенной работы в животноводстве должно быть получение гомозиготных животных... Если бы это было так, то Вридт и К° были бы правы.

Перейдем же к генетическим фактам и попробуем проанализировать, действительно ли те достижения, которые имеются в капиталистическом животноводстве (по сравнению с докапиталистической эпохой), могут быть сведены к утверждению, что в это время, благодаря «смелости в применении тесного инбридинга», буржуазным реформаторам удалось вывести чистые линии ценных племенных животных. Некоторые буржуазные писатели так об этом и говорят. См., например, издание бельгийского министерства земледелия «Amélioration des races bovines en Belgique» (Bruxelles, 1920).

Автор этой брошюры на 4-й странице со всей категоричностью настаивает на существовании фиксированных, гомозиготных чистых линий в животноводстве.

Допустим, что высококультурные породы капиталистического мира, если не гомозиготны сплошь, как думает вышецитированный автор, то все же больше приближаются к гомозиготности, чем породы менее совершенные и так называемые примитивные или естественные. В таком случае, согласно принципу Иогансена («Über Erblichkeit in reinen Linien», 1902), отбор должен был бы быть недействительным, и корреляция между признаками родителей и детей или не должна была бы вовсе иметь места или быть меньше, чем у малокультурных пород. Вся изменчивость была бы лишь фенотипической и, следовательно, согласно Иогансену, не сказывалась бы на потомстве. У малопородных, примитивных групп, наоборот, мы бы ожидали множественной гетерозиготности, генетической пестроты и неоднородности и, следовательно, относительно большой корреляции.

Что же говорят факты? (См. табл. 3.)

Приведенная табл. 3 в корне противоречит подобным взглядам. Максимальный коэффициент корреляции наблюдается как раз у зоотехнически наиболее высокой группы — у американских рекордисток-голландок со сногсшибательными «средними» удоями в 8900 кг.

На втором месте стоит высококультурная датчанка (красная фионка) с приличными удоями. Минимальный же коэффициент кор-

Таблица 3

Группа	Число пар	Корреляция		
		матерей	дочерей	мать—дочь
Ярославский скот[1]	654	2585 ± 27	2399 ± 22	0.105 ± 0.0
Красный датский скот[2]	654	4115 ± 24.8	4375 ± 267	0.300 ± 0.035
Голландский скот в США[3] . . .	611	8536 ± 49	8900 ± 50	0.497 ± 0.031
Максимально возможная корреляция (при отсутствии доминирования)	—	—	—	0.790

реляции показывают ярославки. Следовательно, если Иогансен прав, ярославка более приближается к состоянию «чистой линии» по молочности, чем перечисленные культурные породы. В то же время она, несомненно, является продуктом менее углубленной зоотехнической культуры — менее продуктивной и более примитивной.

И ярославка представляет собой продукт капитализма (см. Ленин, Развитие капитализма в России, гл. IV, § III и сл.). Но она — результат «азиатского» капитализма полуколониальной отсталой страны, американки же и датчанки — продукт всех тонкостей развитой капиталистической техники.

И мы видим, следовательно, что эта техника не строила гомозиготности, а разбивала ее.

Капитализм действительно запутался в противоречиях, им же вызванных, но вовсе не в сетях злостной гетерозиготности (биологическом моменте), а в организационных вопросах и в противоречиях между общественным характером производства и антиобщественным, частнохозяйственным способом присвоения результатов производства.

Что большая гетерозиготность вовсе не ведет заводские породы капиталистического мира к гибели, видно хотя бы из того, что и у голландского скота продуктивность дочерей выше продуктивности их матерей, т. е. что зоотехнический прогресс продолжается. У более же гомозиготной ярославки продуктивность дочерей ниже продуктивности матерей. Как раз гомозиготность, а не гетерозиготность, тянет вниз.

[1] По специально для меня произведенной выборке из I—III тома ГПК; подсчеты Архангельской.

[2] По проф. Гаркави (1927—1928).

[3] По Gowen'y (1924).

Мне возразят, что животные этих трех групп (табл. 3) были не в одинаковых условиях и поэтому не вполне сравнимы, что с улучшением кормления и у ярославок коэффициент корреляции поднимается и т. д. и т. д. Но в таблице фигурирует ярославка не средняя для крестьянских хозяйств с рутинным кормлением, а ярославка из контрольных союзов, где кормление более или менее правильное. Условия у матерей и дочерей достаточно сходны в каждой из трех рассмотренных групп. Считаю поэтому данный материал достойным внимания и стоящим того, чтобы над ним задуматься.

Правда, выводы из приведенной таблицы противоречат идеологическим взглядам многих современных буржуазных теоретиков, видящих идеал в стабильности, но «факты — упрямая вещь».

В связи с этим любопытно вспомнить, как смотрели на однородность пород старые буржуазные авторы — не времен кризиса, а эпохи подъема капитализма. В 60—70-х годах прошлого века Германия переживала свой «период бури и натиска» («Sturm- u. Drangperiode») в области капиталистического грюндерства. Виднейшими авторитетами зоотехнической «новой школы» того времени были Г. Натузиус и Г. Зеттегаст. Посмотрим, как они высказывались относительно однородности и константности пород.

Предоставим слово Натузиусу (Vorträge über Viehzucht): «Понятие породы и вообще не включает понятия неизменности» (стр. 40). «Табун азиатских степных лошадей однообразнее и консолидированнее состава конюшни английских гунтеров. Также и стадо венгерского степного скота однороднее стада благородных шортгорнов. Это консолидированное однообразие должно будет отступить перед более высокой культурой. С этой повышенной культурой и облагораживанием ею животных выступает все больше на первый план значение индивидуальности. Поэтому в известном смысле консолидированность является признаком низкой культуры племен. И это подтверждается опытом» (l. c., стр. 88).

Мнение Натузиуса, как выдающегося теоретика и практика, особенно ценно. Заметим, что сам Ч. Дарвин (l. c., стр. 428) высоко ценил мнение Натузиуса. Дарвин говорит: «Натузиус,—а я не мог бы привести более компетентного авторитета,— замечает, что хотя шортгорны замечательно однообразны по наружности (за исключением масти), однакоже индивидуальный характер и желания каждого заводчика обнаруживаются отчасти на его скоте, так что различные стада слегка отличаются друг от друга» («Über Shorthornrindvieh», стр. 51, 1857).

Натузиус видел большую изменчивость у шортгорнов не только в масти. Им опубликована в 1875 г. работа «Die Schädelform des

Rindes» («Landwirtschaftliche Jahrbücher, S. 441), где он подробно останавливается на резких различиях краниологических промеров двух шортгорнских быков, выросших при тех же условиях и даже родственных по происхождению и тем не менее более отличающихся друг от друга, чем краниологические типы Рютимейера.

Не менее решителен и Зеттегаст («Учение о скотоводческом искусстве», русское изд. 1880 г., стр. 159): «Конечно, некоторые первичные породы обладают свойствами если не вполне неизменными, то, по крайней мере, до известной степени стойкими; но именно чем эта стойкость больше, тем менее интереса для скотовода представляют породы, обладающие этим свойством, тем менее годны они как материал для сознательных заводских целей... Скотоводству нужны породы податливые, способные к формовке так или иначе. Такие податливые породы, мягкие, как воск, скотозаводчик легко приноравливает к своим целям. Их уступчивость облегчает прогресс и даже делает его возможным. Если бы так называемое постоянство (а чем не соответствует оно представлению о гомозиготности пород современных горе-генетиков-зоотехников?— Д. К.) действительно существовало в наших заводских породах, то это было бы великим несчастьем для хозяев, ибо увековечило бы настоящее состояние животноводства и обрекло бы его на полный застой». Современные породы мериносов, говорит он далее, „по своей податливости составляют прямую противоположность тому, что разумеют под словом «постоянство"". Далее (стр. 167): «Сознательно действующее скотозаводство формует материал, представляемый породой, сообразуясь с потребностями настоящей минуты»; (стр. 164): «Профану кажется, что все особи одинаковы, все равноценны, что нет ничего легче, как удержаться на достигнутой точке развития породы. Он не имеет понятия о том, какая нужна настойчивость со стороны заводчика, чтобы выравнять таким образом стадо»; (стр. 161): «Постоянство предполагает прочность, непоколебимость и, вместе с тем, такую силу наследственности, которая могла бы гарантировать неизменность породы. Ничего подобного в заводской породе нет: сила наследственности, свойственная ее отдельным особям, согласно общим законам физиологии, как и у других животных,— ни больше, ни меньше, и вообще никакой усиленной наследственности, принадлежащей будто бы целым породам, не существует, и в заводских породах ее следует искать менее, нежели где-либо», и т. д. и т. п., все в том же роде.

И Натузиус и Зеттегаст были зоотехниками не от кабинета. Они были практиками. Натузиус был помещиком и заводчиком, с успехом разводившим овец, рогатый скот и лошадей. Зеттегаст в течение многих лет был помощником управляющего, а затем управляющим крупным имением и бонитировал мериносовых овец.

во многих стадах (в том числе и в царской России) до глубокого возраста.

Оба они использовали ту неоднородность в пределах разводимых ими пород, которая «профану» не видна, и именно эту неоднородность считали залогом движения вперед. История показала, что они не ошиблись: германское животноводство с 70-х годов действительно далеко шагнуло в своем развитии.

Впрочем, зрячие люди и дальше продолжали видеть неоднородность культурных пород. Так, в 1899 г. знаменитый Эмиль Потт («Der Formalismus in der landwirtschaftlichen Tierzucht», стр. 194), борясь против формализма в практике немецкой зоотехнии, писал: «Не надо забывать, что однородность группы (выравненность по экстерьеру) ни в коем случае не может рассматриваться как признак совершенства и высшей заводской работы и что чисто внешняя однородность никогда на самом деле не может быть целью сельскохозяйственного животноводства... Впрочем, еще Натузиус показал, что однородность по экстерьеру является в значительной степени признаком низкой культуры. Разве нас тому же не учат и примитивные породы и в особенности дикие животные?»

Но не только животноводы прошлого века это видели. И Дарвин, наблюдательность и ясность суждения которого в биологических вопросах не подлежат сомнению, замечает то же самое. Например («Изменчивость животных», стр. 42): «Гаухосы пампасов никогда не дают себе труда отбирать лучших быков и жеребцов для размножения; и этим, вероятно, объясняется замечательное однообразие (подчеркнуто мною.— Д. К.) в признаках лошадей и скота во всей Аргентинской республике».

Итак, вопреки ходячему мнению, породы капиталистического мира состоят вовсе не из генетически одинаковых гомозиготных экземпляров, а из различающихся друг от друга индивидуумов, имеющих очень различные хозяйственные, а в особенности племенные качества. Представление популярной литературы о том, что культурные породы однородны, а примитивные представляют нефиксированность типа и невообразимую пестроту, не соответствует фактам. Попытаюсь доказать это, не ограничиваясь цитатами из классиков зоотехнии, на биометрическом материале.

Возьмем коэффициенты изменчивости по экстерьерным промерам. Ограничусь четырьмя наиболее употребительными промерами: 1) высотой в холке, 2) обхватом груди, 3) шириной в моклаках и 4) шириной в седалищных буграх.

Для сравнения мною приведены четыре группы скота, содержащие каждая по нескольку пород: 1) группа заводских пород, 2) переходных, 3) примитивных и 4) метисов. Материал взят из опубликованных известных специальных работ и обследований.

В качестве представителей культурных пород мною взяты 1) голландцы США, так называемые Holstein-Friesians (по работе Gowen'a «Milk Secretion», стр. 35, 1924). Это — одна из самых культурных и продуктивных групп скота в современном мире. Продуктивность ее в среднем при обильном, рекордном кормлении колеблется от 8000 до 9000 кг молока в год. Племенные записи прослеживаются примерно до 70-х годов прошлого столетия: в 1872 г. вышел I том племенной книги. Другими словами, официально гарантирована чистопородность лет за 50 или не менее чем за 11—12 поколений, неофициально — за значительно больший срок. При разведении этой группы американцы не придерживались формалистических стандартов, а разводили главным, если не исключительным, образом по продуктивности. Свой экстерьерный идеальный тип они выбрали лишь в последние годы, так что на формирование типа измеренных Гоуеном животных это не могло оказать никакого влияния. 2) Вторая порода — близкие к первой по происхождению и по методам применявшейся племенной работы — голландцы Японии (по работе Sasaki, 1927/28). Скот этот интересен тем, что из него происходят мировая рекордистка Ellen Pietertje Grandson с удоем в 18 644 кг молока и 813 кг жира (4.36%) и Frius Anna Roland с удоем 17 200 кг молока и 828 кг жира (4.81%) (Finlay, Cattle Breeding, стр. 469, 1925). 3) Третья — шортгорны, тоже мировая старая порода. К сожалению, не удалось воспользоваться материалами по английским шортгорнам, а пришлось взять немецкие данные для Шлезвига (по работе Rümker'a, 1926). Надо при этом иметь в виду, что немцы очень много внимания уделяют выравненности (Ausgeglichenheit). 4) Четвертая порода — восточно-прусские голландцы, по работе Миттельштедта (1926).

В группе переходных пород у меня приведены: 1) ярославка (по обследованию проф. Е. Лискуна, 1913), 2) холмогорка (по Витюгову, 1928), 3) тагилка (по Кремеру, 1931).

Для примитивных: 1) сибирка (по Брусницыну, 1930, Омск, лесостепь), 2) тавдинка (по Азарову, 1927), 3) печерский (по Плохинскому, 1929), 4) калмыцкий (по Храмову, 1928), 5) якутский (по Шубиной и Салтыкову, 1931, Вилюйский округ, стр. 120).

Для метисных групп: 1) симменталы, 2) швицы, 3) «разные метисы» (по обследованию проф. Лысогорского, 1928), 4) симментальские метисы Пензенской губ. (по Горшкову и Пижонкову, 1930).

Что же мы видим? Коэффициенты изменчивости и у американских и у японских голландок очень велики по всем четырем промерам. Несколько ниже они у немецких шортгорнов. Еще ниже они у четвертой породы — у заводских восточно-прусских голландцев, по обхвату груди и ширине в моклаках; по высоте же в холке и ширине в седалищных буграх восточнопруссы изменчивее шорт-

горнов. Относительно низкого коэффициента изменчивости у шортгорнов для ширины в седалищных буграх (наименьшая из всех пород таблицы) следует оговориться, что, так как абсолютный размер этого промера у шортгорнов наибольший (36.50 ± 5.861 см), то и точность взятия у них этого промера наибольшая (см. Кисловский, 1928). По тем же соображениям должны особенно поражать малые коэффициенты этого промера у якуток ($м = 23.9$) и сибирок ($м = 23$).

Таблица 4

Группа	Порода	Коэффициенты изменчивости			
		Высота в холке	Обхват груди	Ширина в мокла-ках	Ширина в седалищных буграх
Заводские породы	Голландцы США	3.67	6.41	8.07	13.81
	» Японии	3.58	4.67	5.07	7.81
	Шортгорны немецкие	2.65	4.48	5.18	5.86
	Голландцы восточно-прусские	2.68	3.80	4.99	7.17
Переходные породы	Ярославки	4.2	5.0	6.6	11.0
	Холмогорки	3.2	4.8	7.3	8.6
	Тагилки	3.55	3.81	5.57	12.72
Примитивные породы	Сибирки	2.4	4.2	5.7	7.7
	Тавдинки	4.4	—	8.0	11.3
	Печерский скот	3.5	3.8	5.0	8.0
	Калмыки	3.07	4.50	4.26	—
	Якутский скот	3.07	4.26	4.74	6.99
Метисы	Симменталы ДВО	4.6	5.2	7.0	9.5
	Швицы ДВО	4.0	4.7	8.4	7.8
	Разные ДВО	5.5	5.0	7.1	10.0
	Симменталы ЦЧО	3.88	5.4	5.9	11.8

Переходные породы (ярославки, холмогорки, тагилки) показывают во всяком случае не большую в среднем изменчивость, чем «культурные». Мы видим, например, что холмогорки однороднее по высоте в холке, чем обе голландские группы. По изменчивости в седалищных буграх американские голландки изменчивее всех вообще пород и групп.

Примитивные породы, наоборот, поражают однородностью — низкими коэффициентами изменчивости, что, впрочем, и следовало ожидать по Дарвину и Г. Натузиусу. По высоте в холке, например, сибирка однороднее всех пород. Якутский скот по высоте в холке однороднее голландского. Печерский скот по изменчивости обхвата груди стоит наравне с «выравненным» голландским восточно-прус-

ским, на выравнивание которого немцы затратили 50 лет племенной работы. По изменчивости ширины в моклаках на первом месте стоит калмыцкий скот и т. д.

Метисные группы, как и следовало ожидать,— с несколько повышенною изменчивостью. Но все же и здесь мы имеем у метисов-швицев Приморской области ДВК для обхвата груди $v = 4.7$, в то время как он для рекордных голландок США составляет 6.41.

Как видим, наблюдения Натузиуса и Дарвина подтверждаются и биометрически: высокопродуктивные породы вовсе не однороднее примитивных.

Как же, возразят мне, вы утверждаете, что породы гетерозиготны? Значит, внутри породы идет непрестанно расщепление, и то ценное, что мы достигаем с таким трудом, должно утрачиваться в следующих поколениях? Как же это увязать с тем фактом, что многие культурные породы существуют уже не менее 100—200 лет и тем не менее сохраняют свои свойства из поколения в поколение? А как сохраняют,— спрошу я,— автоматически? Конечно, нет! Лишь благодаря непрестанной творческой племенной работе. Еще Зеттегаст (l. c., стр. 168) говорил: «Наидревнейший завод вырождается в течение немногих поколений, даже без подмеси чужой крови, если отсутствуют те факторы, которые довели его до высшей точки развития... Самый старый завод будет плох и неоднороден, если не будет производиться заводский подбор или будет отсутствовать разведение животных по полезной производительности». Это же прекрасно знал и Дарвин (l. c., стр. 445): «Все высокоразвитые породы, если их оставляют без ухода и не подвергают постоянному отбору, скоро вырождаются» или (l. c., стр. 451): «Если за высокоусовершенствованными животными не следят внимательно, то они скоро вырождаются».

Когда летом 1917 г. в Англии стали раздаваться голоса, требовавшие из соображений экономии прекращения скачек на время войны, то крупнейший зоотехник Англии проф. R. Wallace опубликовал длинную статью в защиту скачек («The Sporting Life» от 13 июля 1917 г., перепечатано в «The Live Stock of Great Britain», изд. 1923 г., стр. 477). Он считает их положительно необходимыми для поддержания английской скаковой на прежней высоте: «The Turf is indispensable, as the supreme test of performance». Запрещение скачек, хотя бы только на время войны, он называет, «роковым ударом» (a fatal blow), так как для породы необходим непрестанный подбор: без подбора нет породы. И чем выше и совершеннее порода, тем сложнее подбор, тем больше требует он непрестанного внимания, тщательности, системы и знаний. Необходимость постоянных испытаний на резвость защищает и крупный польский авторитет по коннозаводству проф. Р. Правохенский (стр. 105, 1908):

«Улучшение или даже поддержка (подчеркнуто мною.— Д. К.) на одной высоте приобретенных качеств в каждом виде животноводства достигается выбором и подбором лучших производителей гарантированной продуктивности и здоровья организма».

Покойный профессор Московского зоотехнического института Митрофан Митрофанович Щепкин так выразился в одной из своих блестящих статей «Из наблюдений и дум заводчика» (1915): «Заводчику никогда нельзя почить на лаврах — его работа находится в постоянном, непрерывном движении, требующем напряжения мысли, недремлющей наблюдательности».

Не противоречат ли уже одни эти факты представлению о породе, как о «чистой линии», или о приближении к ней? В пределах чистых линий отбор недействителен (по Иогансену), а для породы он не только действителен, но представляет даже, в особенности для высокопродуктивных культурных пород, conditio sine qua non самого их существования.

С этим фактом практика считается. Должна с ним считаться и теория, чтобы быть достойной руководить практикой.

Раз породы состоят из генетически различных индивидуумов, часто к тому же множественно гетерозиготных, не значит ли это, что современные породы представляют собою просто генетический хаос, «мешанину генотипов», по картинному выражению одного из современных генетиков (Рокицкий, стр. 212, 1932)? И не является ли поэтому разведение так называемых «чистых пород» сплошной цепью случайностей и неожиданностей, благодаря спариванию различных множественно гетерозиготных животных? Не испортил ли человек своей многовековой «культурной» работой домашних животных, не пора ли обратиться вспять в лоно добродетельной и заботливой матери-природы (Демчинский), располагающей целым арсеналом средств, чтобы предохранить от крамольной неустойчивости и обеспечить значительно большее приближение к спасительной стабилизации? Стоит лишь вспомнить «генетико-автоматические процессы» проф. Н. Дубинина или всеспасающий «стохастический» процесс проф. А. Серебровского.

И мы действительно видим, что целый ряд буржуазных теоретиков убоялись поступательного хода эволюции культурных животных и начали звать «назад к природе», предлагая чуть ли не лечить животных от высокой продуктивности (Адамец)! То же делают, по линии кормления, их американские коллеги, изыскивая способы кормить коров так, чтобы они давали меньше молока, чтоб тем самым помочь выйти из кризиса «перепроизводства» (см. «The Shorthorn World», XIX, № 5, стр. 21 и статью некоего Mr. Reed, 1934).

Так ли безнадежно, однако, положение с «культурными» породами? Действительно ли отсутствие сплошной гомозиготности

должно вести к моментальной утрате всех достижений в следующем поколении? Откуда идет, наконец, убеждение практиков, что породы константны? Что такое константность? Действительно ли прав сельскохозяйственный словарь-справочник, который на стр. 362 утверждает, что «константность» — понятие, которым животноводческая наука прошлого выражала постоянство в передаче признаков по наследству. Современное учение о наследовании не пользуется этим термином, заменив его более точным (?) — «гомогенность» (!!!).

Признавая многие недостатки современных «культурных» пород капиталистического мира, сознавая огромные, во многом непреодолимые для капитализма трудности дальнейшего совершенствования этих пород, мы ни в коем случае, однако, не должны огульно осуждать их и отворачиваться от них к некультурным, более близким к природе «естественным» (по Натузиусу), примитивным породам лишь потому, что последние стабильны и однородны. Мы должны использовать достижения прошлых веков и, основываясь на них, исправляя их, строить и поднимать культуру все выше и выше. Для этого необходимо углубленное понимание биологических и зоотехнических процессов. Для этого не мешает уточнить понятия, которыми мы в зоотехнии пользуемся, чтобы избежать злостной чепухи, подобной той, которая появилась в сельскохозяйственном словаре-справочнике.

Что же имели в виду эмпирики, когда говорили о константности пород, противопоставляя их константность неконстантности метисов? То ли, что метисы менее гомогенны? Конечно, нет. Первое поколение метисов, как показало простое наблюдение и как это подтвердили опыты менделистов, как раз отличалось одноформенностью (гомогенностью).

«Неконстантность» метисов сказалась в том, что при их разведении тип не сохранялся, и часто получались неожиданные результаты в виде возвратов к типам отдаленных предков (см. Дарвин, т. III, гл. XIII). «Чистые» же породы характеризовались тем, что при их разведении (т. е. при продолжении племенной работы с ними) и в последующих поколениях получали сходных с ними потомков. Таким образом, несмотря на смену животных и поколений, приобреталась уверенность в получении определенных результатов. Это и есть константность, которая, конечно, никогда не была абсолютной. Определялась она не только биологическим моментом — наследственностью, но и техникой — работой человека и характеризующими ее социальными условиями. Большинство зоотехников буржуазного мира боятся коснуться социальных отношений и стараются все свести к одному биологическому моменту — наследственности. Но для наиболее ясных умов и в буржуазных странах несомненна громадная роль технических и обус-

ловливающих технику социальных моментов, определяющих константность пород. Например, известный генетик проф. Кру в одной своей статье («Quarterly Bull. of the Bureau of An. Genetics», т. III, № 5, цитировано по Kelley) говорит о константности айрширов: «Айрширы будут продолжать быть айрширами лишь до тех пор, пока они будут жить в Айршире. Под этим надо понимать не графство в Шотландии, но своеобразное взаимодействие людей, их социальной организации, их животноводческой работы (подчеркнуто все мною. — Д. К.) и определенных условий климата. Переведите айрширов в другие условия, и они сделаются более или менее резко отличными (от современных), или лучшими, или худшими[1].

Константность породы есть свойство группы. Индивидуумы рождаются и умирают, а группы, свойства группы и свойства составляющих ее индивидуумов сохраняются примерно теми же. Один из основателей пресловутой «теории константности» А. Ф. Веккерлин (1855) писал (русский перевод Калиновского, стр. 22, 1865): «Константностью называется способность животных (подчеркиваю множественное число. — Д. К.) передавать своему потомству более или менее прочно и без возврата все или некоторые свойства, отличающие их породу, племя, семейство. Племя (подчеркнуто мною. — Д. К.), приобретающее способность передавать прочно все свои свойства, называется консолидированным». Мы видим, что Веккерлин приписывает константность не отдельному изолированному индивидууму и не паре гомозиготных животных, а группе индивидуумов, племени, т. е. большей или меньшей совокупности животных. При этом он очень осторожно оговаривается, что эта константность может касаться всех или только некоторых свойств, т. е. не является абсолютной.

В дальнейшем индивидуалисты XIX в. перенесли свойство константности, принадлежавшее группе, как целому, на отдельные составляющие его индивидуумы в пределах породы. Старый спор между поклонниками теории константности и теориями, выдвигавшими на первое место значение выбора индивидуальности в племенной работе (Натузиус, Зеттегаст), потому и был так бесплоден, что спорившие не могли постигнуть, каким образом неконстантность, а следовательно, и нетвердость наследственной передачи составляющих породу индивидуумов, может соединяться с константностью породы, как группы, являющейся совокупностью этих неконстантных индивидуумов.

[1] «The Ayrshires will continue to remain Ayrshires only so long as they live in Ayr Shire, which is not a county of Scotland, but is a peculiar combination of human stock, social organisation, husbandry, and climate. Transplant the Ayrshire and it will become more or less different, better or worse».

Каждая из споривших сторон была права лишь частично. Не правы были, однако, и соглашатели, утверждавшие: «Итак, в своих крайностях то и другое значение — заблуждение. Как всегда, так и в этом вопросе, истина находится посредине»... (Фельдман, Наблюдения из скотозаводческой практики, стр. 219, 1893). Но не в механическом равновесии между двумя крайними взглядами заключается истина. Чтобы поднять понимание этого сложного процесса на должную высоту, надо извлечь из обеих противоположных теорий то, что в них было верного, и дать синтез этих элементов. Спор между защитниками теории константности и приверженцами значения индивидуальности не разрешается ни путем полного отрицания одной из теорий, ни путем половинчатого соглашательства, а лишь диалектическим путем. Диалектическая же правда состоит в том, что порода, как высший синтез, объединяющий входящих в нее индивидуумов, константна (конечно, не абсолютно, а в историческом, временном аспекте). Индивидуумы же, входящие в породу и ее составляющие, если их рассматривать каждого изолированно, в отрыве от целого, не всем своим потомкам передают одинаковые свойства, т. е., выражаясь современным языком, гетерозиготны и не константны. Несомненно, правы были Натузиус и Зеттегаст, когда утверждали, что законы передачи по наследству у чистопородных животных те же, что и у метисов.

Практика, как это часто бывает, была диалектичнее теории и, не смущаясь противоречиями, раздиравшими теоретиков, бодро трудилась над созданием нового. Шортгорнская порода может служить прекрасным примером того, как на практике неконстантность в индивидуальной наследственной передаче комбинировалась с константностью группы, как целого, и именно эта неконстантность в наследственной передаче у индивидуумов позволяла быстро изменять, в соответствии с изменившимися потребностями, самый тип группы. Правы были те зоотехники-практики, которые подчеркивали большую константность шортгорнов, т. е. тот факт, что порода, как группа, сохраняется исторически с теми же или очень близкими качествами, несмотря на смену поколений. В то же время не подлежит сомнению, что все животные в пределах этой шортгорнской породы не одинаковы и тем более не гомозиготны. Отбор и племенной подбор в пределах шортгорнской породы не только действительны, но обязательны. В значительной степени благодаря именно этому племенному подбору шортгорны поддерживаются на той высоте, которая позволяет им занимать одно из первых мест среди мировых пород. Эта «неконстантность» отдельных индивидуумов, обусловливающая действительность отбора, это различие отдельных индивидуумов в пределах породы, обусловливающее подбор, особенно резко сказывались в истории шортгор-

нов в те периоды, когда порода переживала кризис, когда существующий «константный» тип переставал удовлетворять экономическим требованиям момента. Первый такой кризис наступил примерно в половине прошлого века: старый тип, тип нежного мясного шортгорна, приспособленный, чтобы быть выгодным производителем мяса в умеренном приморском климате, в условиях интенсивного хозяйства Англии, при обильном кормлении сочными кормами перестал удовлетворять экономическим требованиям времени. Англия и восточные приатлантические штаты США, для которых был пригоден этот тип, все более оттеснялись, как производители мяса, на мировом рынке странами и районами с экстенсивным скотоводством: последние, в связи с улучшением условий транспорта, при изобилии естественных кормовых угодий, могли исключительно дешево доставлять мясо на рынок. При некоторых затратах на качественное улучшение скота — на ввоз производителей культурных пород — качество этого мяса могло стать достаточно высоким. Этими новыми, ведущими в мировой мясной промышленности странами были Аргентина и Уругвай в Южной Америке и штаты «Дальнего Запада» в Северной Америке. Правда, климатические условия в них отличны от стран с интенсивным высококультурным животноводством: вместо мягкого, влажного приморского климата Англии мы встречаем здесь подверженные частым засухам степи с более или менее континентальным климатом. Но старые страны, с интенсивным хозяйством и высокой рентой на землю, не могли конкурировать по дешевизне продукта со странами «молодыми», обладавшими, как одно время казалось, неисчерпаемыми природными ресурсами для скотоводства. Поэтому шортгорны, в особенности буссовского (Booth) типа, должны были утерять свое положение ведущей мировой мясной породы. Так оно и случилось бы, если бы Амосу Круикшанку не удалось, путем отбора и изменения методов спаривания, получить новый тип шортгорна: это был могучий, конституционно крепкий, неизнеженный, так называемый «шотландский» шортгорн, занявший с этого времени ведущее положение и удовлетворявший спрос «молодых» заокеанских продуцентов мяса на племенных животных. «Молодые» страны, в частности Аргентина, быстро оценили этот новый тип, который стал к 80—90-м годам прошлого века преобладающим и в самой Англии. Старую константность породы, благодаря «неконстантности» входящих в нее индивидуумов, удалось быстро преодолеть и, таким образом, поднять породу на новую высоту, добившись и здесь исторической константности нового типа.

Второй подобный же кризис в истории шортгорнов произошел на наших глазах, когда под влиянием изменившейся обстановки

тип опять перестроился в направлении создания нового типа «молочных шортгорнов», представлявших полную противоположность прежнему ультрамясному типу. Произошло это вследствие ряда причин, как то: насыщение «молодых» стран племенными животными и последовавшая затем эмансипация их от ввоза племенных животных из Англии; неизбежная интенсификация хозяйства и в молодых странах благодаря их бурному экономическому росту; изменившаяся конъюнктура на мировом, в частности лондонском рынке в отношении молока и молочных продуктов.

В промежутке между этими кризисами мы наблюдаем спокойное «константное» существование породы. Но и в это время дело сводится не только к фиксированности в наследственной передаче генотипов, входящих в породу индивидуумов, как это думали зоотехники старой школы, и не только к обусловленному генетико-автоматическими (Дубинин) и стохастическими (Серебровский) процессами равновесию «мешанины» (Рокицкий). Эта константность поддерживалась не только биологическими моментами. «Абстрактные законы населения существуют только для растений и животных, пока в эту область исторически не вмешивается человек» (К. Маркс, Капитал, т. I, гл. 23, § 3). Но наши домашние животные уже многие тысячелетия, как вышли из подобного состояния. «Домашние животные и растения, обыкновенно рассматриваемые, как естественные продукты, представляют в современной своей форме не только продукт труда, скажем, прошлого года, но также продукт превращения, совершавшегося в продолжение многих поколений под человеческим контролем и благодаря труду людей» (I. c., стр. 130).

Это сложное взаимоотношение между индивидуумами в пределах породы поддерживалось благодаря непрестанному применению человеческого труда, т. е. путем зоотехнической работы; в результате эти индивидуумы стали представлять собою не просто кучу счетных единиц, подчиняющуюся только стихийным биологическим процессам, а синтез, целое, породу, которую зоотехник противопоставляет неорганизованной, безличной массе «беспородных» животных.

«Константность» породы в ее межкризисовые периоды жизни также поддерживается человеческим трудом, подготовляющим те средства и возможности, при помощи которых в нужный момент можно будет эту «константность» нарушить, чтобы перестроить породу согласно требованиям времени.

Но и сама гетерозиготность, которая, по мнению формально мыслящих теоретиков, исключает возможность константности и представляет полную противоположность, может быть у породы признаком константным. Примером служат те же шортгорны. В том

возрастании гомозиготности шортгорнской породы, которое является следствием инбридинга, согласно данным Райта, около 50% идет по имени, а следовательно, и по генам быка Фаворита 252. Мы можем, таким образом, дать табличку возрастания гомозиготности породы по генам Фаворита (таблицу «закрепления генотипа Фаворита», как это сказали бы многие из современных зоотехников), а именно:

Таблица 5

Годы	1810	1825	1850	1875	1900	1920
Возрастание гомозиготности по Фавориту . . .	8.30	9.95	9.00	13.70	11.45	13.00

Цифры, как мы видим, в общем невысокие (от 8.30 до 13.7%). Пресловутая «фиксация» проведена в очень небольшой степени. При этом надо иметь в виду, что при вычислении коэффициента возрастания гомозиготности учитываются всегда обе противоположные, генетически возможные гомозиготные комбинации — и *AA*, и *aa*. Возрастание гомозиготности, даваемое формулой Райта, отнюдь, впрочем, нельзя рассматривать как «фиксирование» типа знаменитого родоначальника,— толкование, так часто встречающееся у зоотехников. Возрастание гомозиготности представляет собой, наоборот, разложение типа родоначальника на те генетические возможности, которые в нем таятся.

Тип, прельщающий нас в исключительно удачном индивидууме, обусловливается всем его генотипом, как целым во всей его многоликости, а следовательно, и в его гетерозиготности. Эта гетерозиготность, как таковая, может быть организму даже полезна, а не являться случайностью, дозволяющей «проявляться» добродетельным генам и обусловливающей передачу половине потомков генов «дурных». С этим метафизическим представлением генетической науки начала века, рассматривавшей организм как мозаику «носителей» отдельных свойств, которые предсуществуют и не проявляются полно лишь благодаря неблагоприятным обстоятельствам,— современные генетики и зоотехники, хотя и медленно, но начинают расставаться. Все более и более накопляется фактов, которые заставляют рассматривать фенотипические свойства организма не как более или менее полное или неполное «проявление» генотипа (чем генотип в таком случае отличается от надзвездных «идей» Платона?), а как результат развития организма, обусловленного взаимодействием многих, если не всех, генов организ-

ма в определенных условиях среды. Не менее метафизично и представление о «хороших» и «плохих» генах, абсолютирующее эти их качества.

Разве это не чистая метафизика, когда «в целях популяризации» один генетик предложил «руссифицировать» понятие «летального гена», назвав его «лиходеем»? Всякая оценка гена происходит лишь в строго определенных условиях. Но в результате взаимодействия гена со всем генотипом в данных условиях среды создается благоприятная или неблагоприятная обстановка для развития и поддержания существования биологического организма. Мы знаем ряд примеров, когда ген в одном генетическом комплексе не оказывает никакого «летального» эффекта, попадая же, в результате скрещивания, в другой, оказывается явно летальным [Lillian Hollingshead, A lethal factor in Crepis effective only in an interspecific hybrid, Genetics, т. XV, № 2, стр. 114, 1930).

Правильнее было бы сказать: «a factor, having a lethal effect only in an interspecific cross», так как у нас нет никаких оснований полагать, что без межвидового скрещивания ген абсолютно не деятелен.

Мало того, иногда для летального эффекта требуется вовсе не столь резкое изменение «генотипической среды» (Четвериков, 1926), иногда бывает достаточным добавление второго такого же гена (перевод его в гомозиготное состояние), чтобы количество перешло в качество. Прекрасный пример подобного «облигатно-гетерозиготного» гена (Кисловский, 1928 и 1929) представляет случай гена «ширази» у каракуля (Б. Н. Васин и др.). В результате накопления путем последовательных мутаций ряда «модификаторов» в конце концов может произойти «нейтрализация» этого вредного эффекта по типу «эволюции доминантности» Фишера (l. c., 1930).

Получив путем заводской работы исключительный индивидуум, зоотехник стремится в дальнейшем добиться повторения и размножения генотипа этого индивидуума во всей его полноте, включая и его, быть может, довольно большую гетерозиготность. Зоотехническое достижение необходимо закрепить в группе, в породе. Большинству современных теоретиков даже самая постановка вопроса кажется нелепой, и они начинают костить ее, как «метафизическую», тогда как практика давно уже справилась с этой задачей: она выработала такие методы спаривания, которые позволяют добиться у потомства нисходящих поколений высокого генетического сходства с родоначальником, тип которого желательно фиксировать в породе, избегнув в то же время расчленения генотипа этого родоначальника на противоположные гомозиготные комбинации.

Обычными генетическими символами это можно изобразить следующим образом.

Желательный тип родоначальника пусть будет *AABbcCDdee*. Если мы будем инбридировать, то получим целую серию отличных от него генотипов

AAbbCCddee
AABBCCDDee
AAbbccDDee
AABBccddee
AAbbCCDDee
AABBccDDee
AAbbccddee
AABBCCddee

Ни одна из этих восьми комбинаций не будет иметь полного генетического сходства с генотипом предка. Мы генотип предка не фиксировали, а расчленили. Все те свойства, которые определяются «отсутствием доминирования», «промежуточной наследственностью» и т. д., окажутся утраченными во всех комбинациях.

Желателен, следовательно, нам такой метод спаривания, который обеспечивал бы получение возможно большего количества индивидуумов *AABbcCDdee* (relationship, по Wright'y). Но и приближение к этому генотипу, дающее среди потомства лишь некоторый, более или менее большой процент подобных генотипов наряду с другими, к нему приближающимися, может быть желательным.

Райт (1923) произвел вычисление этого коэффициента «генетического сходства» (relationship) для шортгорнской породы с тем же Фаворитом 252. Результаты получились следующие:

Таблица 6

Годы	1810	1825	1850	1875	1900	1920
Генетическое сходство с Фаворитом (R)	44.3	51.3	50.1	57.6	52.0	55.2
Возрастание гомозиготности по генам Фаворита (f)	8.30	9.95	9.0	13.7	11.45	13.0
Отношение $\left(\frac{R}{f}\right)$	5.33	5.15	5.56	4.20	4.53	4.25

Мы повторили в таблице возрастание гомозиготности по генам Фаворита (f) и параллельно дали отношение $\frac{R}{f}$. Мы видим, следовательно, что генетическое сходство породы с Фаворитом громадно: оно несколько превышает генетическое сходство отца с сы-

ном ($R = 50\%$) и во много раз (от 4.2 до 5.5 раза) возрастание гомозиготности по генам Фаворита (пресловутое «фиксирование»).

Для нас наиболее интересно, что это генетическое сходство с Фаворитом остается практически константным в течение более 100 лет. Задача, казавшаяся не умеющим диалектически мыслить теоретикам «метафизической», на практике уже давно разрешена: гетерозиготность фиксирована.

Правда, эта фиксация произошла не по шаблонной схеме перевода в неподвижность, это — не погружение «в покой от дел творения», как этого все еще хочется, по примеру ленивого библейского бога, многим зоотехникам. Фиксация гибка и подвижна и происходит не у отдельных индивидуумов, а у группы, как организованного целого, у породы. Эта фиксированность, эта интегральность целого сохраняется не автоматически, а поддерживается непрестанным сознательным трудом человека, регулирующим методы спаривания и производящим отбор и подбор в пределах породы. Отдельные же индивидуумы в пределах породы продолжают быть «нефиксированными», давая расщепления, необходимые для поддержания целого.

Непонимание этого объясняется лишь страхом перед всяким движением, воспитанным в собственническом хозяйстве, не умеющем преодолеть частнохозяйственные перегородки. Не придет же кому-либо в голову сомневаться в целостности и известном историческом постоянстве животного организма только потому, что в нем совершается непрерывный обмен веществ и что химические молекулы, входящие в его состав, находятся в постоянном движении, разрушаясь и созидаясь вновь. Организм обладает высокой константностью, в то время как химические составные части его отличаются большой неустойчивостью.

Развитие капиталистического хозяйства привело к созданию нового синтеза: порода, как целое, стала фактом, реальным объектом. Но этим же самым было вызвано к жизни новое противоречие: новое синтетическое целое по самой природе своей выходило не только из рамок отдельного частнособственнического хозяйства, но и из рамок «национального капитализма». На это еще в 1926 г. указал в своем докладе в Мюнхене проф. Гензелер («Lehren der Tierzucht», 1926), подчеркивая (стр. 44) единство английской скаковой породы, выходящее за пределы национальных границ. И хотя на практике самим ходом эволюции капиталистического хозяйства животноводы Запада были вынуждены творить это целое, но до их сознания, воспитанного на взаимной хозяйственной вражде и конкуренции, понимание совершающегося процесса доходило очень медленно. Недаром составители «Shorthorn Breeder's Guide» в предисловии из года в год упрекают заводчиков в равнодушии «к интересам породы,

как целого» («The good of the breed as a whole») (см. «Shorthorn Breeder's Guide» за 1930, 1931, 1932 гг., стр. 4).

В реальном существовании целостности породы наиболее ясные умы среди зоотехников убедились давно. Укажем хотя бы на такого прекрасного знатока практики племенного дела, как покойный проф. М. М. Щепкин, который говорит (l. c., стр. 29), что, «приступая к делу, изучив породу в ее целом» (подчеркнуто мною. — Д. К.), можно уже установить свой стандарт; или (l. c., стр. 44) устанавливает «необходимость следить за развитием породы вообще, за заводской работой других заводов». Так же понимает целостность породы и буржуазный автор, французский заводчик Мерсье (Mercier, стр. 153, 1931, когда говорит об оценке производителя по потомству: «Le progrès qu'elle permet de rèaliser dans l'ensemble de la race» (в целом породы).

В чем же качественное отличие сложного целого, состоящего из отдельных своеобразных частей, от простой кучи или мешанины, состоящей просто из большого числа одинаковых счетных единиц? В том, что целое обладает качественно различными частями, в том, что целое обладает структурой. Скажу несколько слов о структуре породы.

Для пород капиталистической эпохи характерна определенная, более или менее сложная структура, поддержание которой возможно лишь при определенных технических условиях, не существовавших в докапиталистическую эпоху. Но полная бесструктурность, полное качественное однообразие не свойственны ни группам домашних животных прежних эпох, ни даже дикоживущим видам. Изучая дикие виды растений, близко родственные культурным, акад. Н. И. Вавилов приходит к выводу, что и дикий вид не просто мешанина, а является, по его терминологии, «системой» (Н. И. Вавилов, Вид как система[1], 1926 и 1931). Качественное многообразие в пределах вида определяется рядом биологических закономерностей. С одной стороны, это — закономерности преимущественно внутреннего «генотипического» порядка, как, например, установленный Вавиловым «закон гомологических рядов». С другой стороны, это — закономерности экологические, затрагивающие всю сложность взаимоотношений организма, групп организмов и среды, включая борьбу за существование и естественный отбор. Некоторую роль тут играют закономерности, связанные с размножением организмов, которые проф. Н. Дубинин называет «генетико-автоматическими», а проф. А. Серебровский — «стохастическими».

[1] Линнеевские виды оказались определенными системами форм, а не случайным набором различных рас (стр. 9, 1926) («Вид, как полиморфная система», id. стр. 16).

Но здесь не место подробно рассматривать эту проблему, затрагивающую ряд специальных дисциплин. Укажу лишь, что структура как естественных систематических единиц, так и так называемых «примитивных» пород, образовавшихся еще в докапиталистическую эпоху, не могла достигнуть той сложности и высоты, которой достигают современные «заводские» породы. Структура первых была относительно проста, и ей поэтому были закрыты многие генетические и эволюционные возможности, открывшиеся при «заводском» разведении. Общая тенденция природных процессов вела к нивелировке, к возрастанию гомозиготности, причем многие генетические изменения (например, «облигатно-гетерозиготные» комбинации) уничтожались естественным отбором. Против нивелирующего действия этого последнего и против генетико-автоматических процессов человек мог до некоторой степени бороться путем отбора искусственного. Таким образом удавалось сохранять и использовать такие, несомненно, обреченные на уничтожение естественным отбором в природных условиях «мутации», как вышеупомянутый ген «ширази». Но все же эти возможности усложнения структуры (или «системы») были даже при систематическом отборе невелики.

Наметим теперь технические приемы заводской работы, при помощи которых строится и поддерживается структура породы. Как мы установили уже выше, основные предпосылки для выработки этих технических приемов следующие: 1) работа с большой массой индивидуумов; 2) племенная книга, позволяющая регулировать методы спаривания; 3) некоторое, при частнохозяйственных условиях весьма несовершенное, объединение в работе; 4) уточненный отбор и подбор.

Ни для создания, ни для поддержания в константном состоянии того сложного целого, которое представляют собою современные «культурные» породы, одного отбора лучших животных, или «селекции», недостаточно. Да и самое понятие о «лучшем» животном страдает нечеткостью. Животное «хорошее» само по себе, как индивидуум, может оказаться «плохим» в качестве производителя. Мало того, животное, «хорошее» в качестве производителя в одном случае, при одном маточном материале, оказывается сплошь и рядом очень посредственным в другом. Для удачного спаривания, удачного подбора требуется не просто отобрать и спарить «хороших» животных, — необходимо предвидеть результаты вполне определенных спариваний. Старая эмпирическая зоотехния ввела для этого понятие «сочетаемости кровей». Так, она утверждала, на основании опыта, что «крови» Удалого и Летучего хорошо сочетаются, что такими парными именами в скаковом коннозаводстве являются Бердкэтчер и Течстон или Ньюминстер и Стоквелл. Знаменитый Бэтс, судя по рассказам, ценил кровь Фаворита лишь

в том случае, если она была в сочетании с Губбаком (daughters of Favourite having a cross of Favourite on Hubbak, Bates c. J., 1898), и т. д. и т. п.

Новейшая упрощенческая генетика отмахнулась от этих обобщений эмпириков, презрительно квалифицируя их, как «дебри скотозаводского искусства». Признавая критерием «реальности» исключительно «утроенную статистическую ошибку», генетики считали ненужным рассматривать этот зоотехнический материал, всегда индивидуальный и часто не подкреплявшийся массовыми статистическими данными. Подобное чисто «статистическое» мировоззрение, однако, ничего общего не имеет с действительным познанием реального мира. Целый ряд явлений может вполне реально существовать и без статистических доказательств. Практика сама по себе и помимо статистики является надежным критерием истины.

Приведу несколько примеров из моей практики. Мною произведена оценка двух быков по потомству, с учетом их влияния на молочную продуктивность дочерей. Оба быка-ангельны из материалов, изданных союзом по ведению племенной книги в Ангельне «Männliche Blutlinien des Herdbuchkontrollverbandes Angeln».

У первого быка, Паулюса 3а 503, имеется 76 контролированных пар (мать—дочь), у второго, Клука 4068,—73 пары. На каждую корову в среднем приходилось у Паулюса 4.29 лактации (всего 651 лактация), у Клука — по 4.71 (всего 696 лактаций). Кроме средней оценки по всем дочерям, мною сделана оценка каждого быка отдельно при спаривании с дочерьми разных отцов. Такие группы сестер, несомненно, генетически будут довольно однородны и друг от друга отличны. Привожу в таблице лишь группы, содержащие относительно большее число пар, опуская малые группы.

Таблица 7

Оценка быка Паулюса 3а 503

№	Группа	Число пар	Индекс быка	
			по молоку	по % жира
1	По всем дочерям	76	4697.7	3.65
2	По дочерям Паулюса 3а 503 (инбридинг II—I)	13	3762.0	3.706
3	По дочерям Петера 1а 863	14	4701.3	3.578
4	По дочерям Пауля 2а 460	6	4391.6	3.8318
5	По дочерям Готфрида 2а 820	3	4688.0	3.7156
6	По дочерям Ханса 3а 103	2	6154.0	3.562

Индекс быка я высчитал, принимая строго промежуточную наследственность по формуле, предложенной еще в 1913 г. Нильсом Ханссоном: $O = 2D - M$.

Таблица 8

Оценка Клука 4068

№	Группа	Число пар	Индекс быка	
			по молоку	по % жира
1	По всем дочерям	73	4128.5	4.022
2	По дочерям Ионаса 2а 054	11	4478.5	4.015
3	По дочерям Макса 3-713	9	3837.1	4.128
4	По дочерям Петерса 2-816	8	4073.7	4.086
5	По дочерям Иенса 4212	6	3922.5	3.205

Мы видим, следовательно, что оценка быка по потомству может получиться очень различной, смотря по тем генеалогическим комбинациям, в которых мы его оцениваем. Клук (табл. 8), например, бесспорно передающий своим дочерям бо́льшую жирномолочность, чем Паулюс, в сочетании с генетическим комплексом, передаваемым быком Иенсом 4212, дает исключительно низкий процент жира —3.2, не только значительно более низкий, чем во всех прочих комбинациях, но и по качеству значительно хуже Паулюса. Разница в оценке по влиянию на молочность дочерей в случае спаривания с дочерьми Ионаса 2а 054 и Макса 3а 713 достигает у Клука 641.4 кг. Таким же образом оценка Паулюса в случае инбридинга II—I выпала на 935.7 кг меньше, чем в случае оценки по всем дочерям. Характерно, что при таком тесном инбридинге оба быка дали исключительно плохие результаты, так как и у Клука 4068, правда, по одной лишь дочери, индекс получился всего в 2280.1 кг, т. е. на 1848.4 кг ниже средней оценки по всем 73 дочерям и ниже оценки по какой-либо другой из этих 73 дочерей. Шаблонная школьная генетика, конечно, будет склонна об'яснить это присутствием в генотипах этих быков «плохих» или, пожалуй, даже «летальных» генов. Позволю себе высказать предположение, по-моему более соответствующее действительности, что здесь дело в получившейся вследствие инбридинга перестройке генотипа, как целого; генотип разбит инбридингом, нарушено благоприятное генетическое сочетание.

Один из американских генетиков, работающих по птицеводству, Морлей Джуль, недавно пришел, в результате своих работ по оценке петухов по их влиянию на носкость дочерей, к признанию огромного значения оценки в определенном сочетании. В своей работе «Progeny testing in breeding for egg production», Poultry Science, т. XIII, № 1 (1934 г.), он пришел к заключению, что «определенный самец, спаренный с данной самкой, может произвести хорошее потомство, в то время как он же при спаривании с другой самкой может дать плохое потомство. Также и определенная самка, спарен-

ная с определенным самцом, может дать хорошее потомство [NB: в куроводстве, при высокой плодовитости (носкости) кур, вполне возможно оценивать по потомству не только петухов, но и кур. — Д. К.], но, будучи спарена с другим, дает дурное потомство» (l. c., стр. 50). Так, например, самец 252 оказался лучше самца 248, так как в среднем дал потомство, несшее 200.33 ± 3.70 яиц в год, в то время как дочери последнего несли всего 172.84 ± 4.17. Но тот же петух 252, будучи спарен с курицей 3972, дал потомство, несшее в среднем 202 яйца. Окончательный вывод из своей работы Джуль делает следующий (l. c., стр. 51): «Значение оценки по потомству, по яйценоскости определяется результатами, полученными из определенных спариваний».

Итак, внутри породы существует генетическое разнообразие, на использовании которого основывается один из весьма ответственных приемов утонченной племенной работы,— подбор производителей, имеющий целью наиболее удачно скомбинировать наследственность, получаемую от матери и отца. Для этого надо знать наследственность обоих родителей, а также, подходят ли они друг к другу, т. е. сочетаются ли они (по-английски: «do they nick?»). Это знание, обеспечивающее самую возможность племенного подбора, накапливается исторически.

Потому-то практики всегда так подчеркивали необходимость «знания кровей», знания *истории породы*, понимая под последней, конечно, не происхождение от часто сомнительных ископаемых предков[1], а историю конкретных животных настоящего времени, историю их выведения. При племенной работе важнее всего знание последнего этапа истории. Laurence Winters (1925), например, дает совет заводчикам не торопиться с выбором производителя: «Многие начинающие заводчики сделали бы хорошо, если бы отложили свои первые покупки на год, употребив этот год на ознакомление с историей выбранной породы и в особенности с самой последней (recent) главой этой истории. Это можно сделать, посещая ведущие выставки животноводства и изучая содержащиеся в основных зоотехнических журналах статьи, объявления о продаже животных, отчеты выставок и аукционов» («Animal Breeding», стр. 229, 1925).

Изучение заводской истории дает возможность убедиться, что в пределах каждой «культурной» породы постепенно вырабатываются

[1] «Палеонтологическое дворянство», над генеалогией которого для своих излюбленных пород иногда трудятся зоотехнические авторы, имеет ценность весьма сомнительную. См., например, Гендрих де-Тильгоэ (Бельгийский тяжеловоз, 1914), где автор (стр. 31) старается доказать происхождение ардена «от конской породы четвертичного периода, остатки которой найдены в пещерах Мааса». Практическая ценность такого вывода равна нулю: каждая из сейчас существующих лошадей имела предков в четвертичную эпоху.

определенные «заводские линии», создаются группы животных, «отличающихся такой подчеркнутостью известных породных свойств» (см. об этом прекрасное изложение в книжечке проф. Н. Д. Потемкина, 1933). Проф. Щепкин говорит (l. c., стр. 38): «Племенные линии или фамилии можно представить себе как бы самостоятельными породами (подпородами, так сказать) в пределах породы». Проф. Юрасов: «Линия, в сущности, микропорода». Мы видим, следовательно, что внутри крупной, организованной группы породы вырабатываются меньшие, также организованные группы, в свою очередь обладающие некоторой исторической константностью, но уже значительно меньшей, чем порода, редко — больше 4, 5, 6 поколений (Юрасов, стр. 78, 1928). И опять: животные, отдельные индивидуумы в пределах линии не равноценны, генетически не тождественны, не гомозиготны, не абсолютно тверды в наследственной передаче. Под давлением жизни практика была вынуждена эмпирически вырабатывать методику поддержания этой исторической константности линии; теория помогала ей в этом очень мало.

Большинство западно-европейских теоретиков, путаясь в беспросветной тьме метафизического противоположения «научного» и «практического» понимания породы (Адамец, Кронахер), желали видеть в линии генетическую «чистую линию» (Kronacher, Allgemeine Tierzucht, т. III, стр. 177). В связи с этим очень распространен взгляд, что сущность разведения по линиям заключается в «фиксировании», «закреплении в гомозиготном состоянии» определенного, характерного для линии генотипа. Взгляд этот подкреплялся бросающимся в глаза при разведении по линиям частым применением инбридинга. Правда, от исследователей не ускользнуло, что для разведения по линиям характерен инбридинг не крайних степеней. По проф. Юрасову, «классическим инбридингом является инбридинг III—IV». Англо-американская научная и учебная литература, подходя чисто формально к анализу, до недавнего времени определяла разведение по линиям, как более умеренное родственное разведение (см., например, Rice, The breeding and improvement of farm animals, стр. 183, 1926). Но этим не вскрывалась суть разведения по линиям, как это весьма правильно указывал проф. Н. Юрасов (l. c., стр. 78, 1928). «Сущность разведения по линиям заключается в суммарной характеристике, присущей каждой линии», говорит он (l. c., стр. 80), подчеркивая тем самым известную целостность линии. Но и он не дает исчерпывающего анализа генетической сущности разведения по линиям. Автор настоящих строк пытался в 1929 г. на генетическом съезде в Ленинграде определить генетическую сущность разведения по линиям «как ограничение генофонда в пределах породы». Более исчерпывающе к этому же вопросу подошел в 1933 г. американский проф. Леш

в ряде работ [Lush, 1933 (l. c.), Lush and Pearson, 1933, I. Lush, 1934]. По Лешу, разведение по линиям есть поддержание в потомстве генетического сходства с известным родоначальником. Ввиду фактической гетерозиготности этого родоначальника в потомстве неизбежны расщепления. Поэтому приходится поддерживать целостность и общность характеристики линии отбором и подбором. Действительно, мы видим, что продолжателем линии являются не все сыновья родоначальника: часть из них отклоняется от типа родоначальника и для продолжения линии не имеет значения. Так, например, в цитированной книжке проф. Н. Д. Потемкина (l. c., стр. 63) указывается, что Ухват и Шкипер являются типичными представителями и продолжателями линии Корешка; Бунчука же, как уклоняющегося по типу, он не считает за типичного продолжателя линии. Для того чтобы линия существовала, а тем более для того, чтобы она совершенствовалась, необходимо наличие большого количества производителей данной линии, из среды которых возможно производить отбор. Метод «умеренного родственного разведения», применяемый при разведении по линиям, к тому же часто по типу «усиливающего» инбридинга (одностороннего, в одной части родословной), а не «закрепляющего» (в обеих половинах родословной), с одной стороны, содействует ограничению генофонда (Кисловский, 1929), с другой — повышает шансы на генетическое сходство с выдающимся родоначальником (Lush, 1933), облегчая тем самым отбор и гарантируя наличие определенных генотипов, которые отбор должен выделить. В то же время имеет место и некоторое расширение и обновление генофонда — внесение новых имен. Отбор, следовательно, для дальнейшего движения вперед может использовать не только мутационный процесс, но и комбинативный.

Неправ поэтому Леш, который в своих работах старается обосновать приемлемость разведения по линиям для относительно мелких хозяйств, содержащих всего двух производителей. По самому существу своему разведение по линиям выходит из границ частновладельческого капиталистического хозяйства. Линия строится и при капитализме через межхозяйственные перегородки, являющиеся тормозом для ее разумного планового построения.

В качестве примера развития линии приведу разработанную мною по материалам, содержащимся в книге Malin'a (1923), историю линии знаменитого герефордского быка Анксайэти IV в США. Анксайэти IV был вывезен в Америку в 1881 г. Он до такой степени удовлетворил американцев своим потомством, что они постарались закупить в Англии ряд его братьев и в дальнейшем возможно шире повторяли и размножали его тип. При этом собственники самого Анксайэти IV (Gudgell and Simpson) первоначально, согласно царив-

шему в заводских кругах того времени предубеждению, воздерживались от употребления в завод его сыновей. «Линия Анксайэти» начала распространяться сразу у разных заводчиков, покупателей производителей у Gudgell and Simpson.

Разумеется, не каждый сын Анксайэти стал продолжателем линии, и это вовсе не только потому, что многие из его сыновей попали в пользовательные стада («many of them going to the range», l. c., стр. 72), а потому, что они были генетически различны. Ниже помещаемая таблица лишь отчасти отражает этот отбор среди сыновей (и внуков и т. д.) Анксайэти, так как в ней приведены лишь наиболее выдающиеся из них, упомянутые Малином. К сожалению, он не приводит общего количества телят на быка. Но было оно, по всей видимости, громадно. Относительно сына Анксайэти IV, знаменитого Дон-Карлоса, Малин сообщает, что когда он в 1893 г. был выставлен на Колумбийской выставке в возрасте 7 лет, то от него было уже свыше 250 телят. А в нашей таблице фигурируют от него лишь три отобранных сына. Это означает, что не менее 122 сыновей Дон-Карлоса существовали, но по тем или иным причинам линии не продолжили. Отбор, следовательно, был и даже очень интенсивный. Лишь весьма небольшой процент сыновей продолжали линию. Некоторые из них заслуживали того, чтобы их назвать родоначальниками новых подлиний, например Бо Бруммель 51817 (табл. 9).

Американские скотоводы-практики очень ценят линию Анксайэти и, разумеется, без всяких колебаний назовут и Бо Президента и его детей представителями линии Анксайэти. Нахватавшись верхов генетики, многие современные зоотехники начинают критиковать подобный зоотехнический подход, указывая на отдаленность родоначальника и на его, следовательно, малое генетическое влияние. Другие зоотехники, возражая им, взывают к «индивидуальной потенции» этих родоначальников, к их «повышенной способности к наследственной передаче», обусловливающей будто бы передачу свойств без изменения на 4—5 поколений.

На самом же деле суть здесь вовсе не в биологическом моменте. Сохранение типа родоначальника обусловливается не пресловутой «индивидуальной потенцией» или еще какой-либо повышенной «наследственной силой», а племенной работой, методами спаривания и отбором. Для понимания этого полезно просмотреть полную родословную Бо Президента (табл. 10).

В родословной Бо Президента мы видим целый ряд инбридингов. Попытаемся их генетически осмыслить. «Закрепление генотипа» (беру его в кавычки, так как выше доказана несостоятельность подобного толкования возрастания гомозиготности) выражается коэффициентом $f = 0.2031$. Из этого возрастания гомозиготности на

Линия быка Анксайэти

- Анксайэти 2238 (1877—1880)
  - Анксайэти II 2580
    - Бо Риль 11055
      - Канзас Лод 36938
      - Бо Риль III 30769
      - Уайльд Том 51592
        - Дэнди Рекс 71689
        - Принцепс 66683
        - Маскерадор 109740
        - Паладин 126248
          - Публикан 189221
          - Дон-Артур 285925
  - Анксайэти III
    - Сильвестр 11123
      - Лэмпляйтер 51834
        - Принтер 66684
        - Бо Бьюти 192335
        - Ю. Бо Бруммель 207148
          - Бо Делавар 259127
          - Бо Гастон 366158
          - Бо Мисчиф 268371
          - Бо Перфекшион 254963
          - Бо Рандольф 418893
          - Бо Гиктюр 308177
        - Бо Монд 134751
        - Бо Бруммель мл. 65073
        - Бо Президент 171349
        - Бо Донарус 144615
        - Бо Данди 145564
        - Милитант 71755
        - Бо Сантос 140444
        - Бо Модест 160589
          - Бо Дональд III 86140
          - Бо Дональд V 86142
          - Лорд Эрлинг 79642
          - Принц Руперт 75939
          - Бо Дональд 76 187632
        - Бо Донорус III 186831
        - Бо Дональд 58936
        - Патроль Ман 91594
    - Уэстерн Игль 28109
    - Бо Монд 9903
    - Дон-Жуан 11069
  - Анксайэти IV 9904
    - Дон-Карлос 33734
      - Бо Бруммель 51817
        - Друид 46833
    - Дон-Кихот 37205
    - Анксайэти 41216
    - Монарк
    - Брэнард 41770
    - Роско 16509
  - Анксайэти 2942
  - Анксайэти V 2448

Таблица 10

<table>
<tr><td colspan="6">Бо Президент</td></tr>
<tr><td colspan="3">Притти Лэди 25</td><td colspan="3">Бо Бруммель ▲</td></tr>
<tr><td colspan="2">Притти Лэди</td><td>Лэмпляйтер</td><td>Бэль</td><td colspan="2">Дон-Карлос ★</td></tr>
<tr><td>Бо Бруммель ▲ ★ ▬</td><td></td><td>Дон-Карлос ★ ▬</td><td>Норс Поль</td><td>Доуажер VI</td><td>Анксайэти IV ▬</td></tr>
</table>

долю Анксайэти IV падает лишь $f = 0.0234$, или немного больше 2%. Величина эта во всяком случае столь ничтожная, что о ней и говорить не стоит. Выше доказано, что основное значение разведения по линиям заключается в повторении генотипа родоначальника, в высоком генетическом сходстве с ним; рассмотрим в этом аспекте родословную Бо Президента. Каково же генетическое сходство R Бо Президента с основателем линии Анксайэти IV? Вычисление дает $R = 19.7\%$. Это — величина, уже во всяком случае заслуживающая внимания. Надо при этом иметь в виду, что здесь учтена лишь та доля генетического сходства, которая обусловливается одной системой спаривания, без отбора. На самом же деле здесь имел место отбор, и, как мы видели выше, очень интенсивный. Это обеспечивало еще большее генетическое сходство с родоначальником. Не исключено, конечно, и уклонение от его типа, поскольку отбор мог стремиться и дальше, к лучшему — к повторению, например, типа Бо Бруммеля. Действительно, применявшийся метод спаривания существенно облегчал отбору эту задачу. Генетическое сходство Бо Президента с Бо Бруммелем достигает 64.2%, генетическое сходство с Дон-Карлосом 34.2%.

Линия Анксайэти захватила большинство американских хозяйств, разводящих герефордов. Мы видим, что благодаря употреблению в завод Бо Риля и Бо Монда выдвинулось хозяйство Шоккей и Джибс. Бо Дональд прославил хозяйство Дж. Куртиса. Бо Монд с пользой поработал у фирмы «Стюарт и Хетчен» и т. д. Конечно, фирма «Геджель и Симпсон» была тут в несколько привилегированном положении, так как в качестве собственника Анксайэти могла оставлять себе на племя его наиболее многообещающих сыновей. Кроме того, ей, как обладательнице большинства его дочерей, легче было соответственными методами спаривания поддерживать на высоком уровне генетическое сходство своего стада со знаменитым Анксайэти. «Геджель и Симпсон» были до некоторой степени как бы монополистами на его «кровь».

Единство линии складывалось стихийно. Отдельные скотозаводчики или их компании, тресты, образование которых характерно для развитого капитализма (не случайно из четырех упомянутых нами хозяйств три принадлежали компаниям, см. выше), злостно конкурировали друг с другом. Эта борьба вела к тому, что много ценных в племенном отношении животных не использовались, как должно, многие же просто шли под нож. Это положение особенно обострялось в периоды кризисов. Так, например, в годы 1904—1909 цены на племенной скот резко упали, составляя примерно $\frac{1}{2.8} - \frac{1}{2}$ от цен предыдущего пятилетия. Спасался при этом кто как мог, и много ценного племенного материала у менее сильных хозяйств погибало. Следующий кризис разразился в послевоенное время, достигнув наибольшей депрессии в 1934 г., когда цены составляли всего $\frac{1}{3.7}$ от цен военных годов (см. Булашевич, 1931).

Буржуазные теоретики, как мы видели это даже на примере Леша (l. c., 1933), наиболее правильно понимающего сущность метода разведения по линиям, предпочитали не касаться противоречия между межхозяйственной сущностью линии и частнохозяйственными интересами, мешающими ее плановому, сознательному построению. Леш ограничивался разработкой, очевидно, не удовлетворявшей и его самого, паллиативных схем на хозяйство в 2—3 быка. Жизнь же властно выдвигала необходимость «следить за развитием породы вообще, за заводской работой и других заводов» (Щепкин, l. c., стр. 40). «Без знания кровей нет племенного дела», утверждали старые заводские практики. Иными словами, не зная генетического многообразия породы, нельзя добиться успеха при ее разведении.

А знание это дается работой, далеко выходящей по своему охвату за пределы индивидуального, даже очень крупного хозяйства. Как раз в странах с преобладанием мелких хозяйств, где, следовательно, вопреки Вридту и К°, без кооперации вообще никакая племенная работа невозможна, впервые намечаются, правда, грубые, попытки охватить многообразие породы, ее структуру в целом. Знание этой структуры должно помочь ориентироваться, каких спариваний надо придерживаться и каких, наоборот, избегать. В странах же, где племенная работа всецело в руках более или менее крупных капиталистов, эта сторона племенного дела считается областью «скотозаводского искусства», не поддающеюся научному анализу, вопросом интуиции, таланта, «заводского нюха». В связи с этим имеется масса индивидуальных, необобщенных и, как подчас казалось, не поддающихся обобщению данных. Так, например, тонкий

наблюдатель Мерсье (1931) говорит: «en'elevage, le vrai n'est pas toujour vraisemblable (p. 293), l'expérience montre en effect que les théories les plus logiques sont parfois infirmées par des cas déconcertants, cas qui apparaissent la négation même de toute logique»... (idem). И выход отсюда видят в повороте от науки к интуиции.

Подобные утверждения, конечно, вздорны. И эта область, как и все другие, подлежит научному анализу, который уже дал кое-какие результаты, в особенности в странах с мелкими хозяйствами, как, например, в Ангельне. Руководитель ангельнского племенного союза (Herdbuchkontrollverein Angeln) P. Claussen сделал попытку проанализировать многообразие породы, расчленив ее на составляющие ее линии, дав их характеристику и их взаимоотношении. Собственно лишь последнее и является в этой работе (Claussen, 1932) новостью. Разбивка на линии шла достаточно грубо: это были просто, как я их называю, «формальные» (Кисловский, 1934) мужские линии. Но даже при этой грубой разбивке можно отметить целый ряд интересных моментов: 1) отдельные линии в пределах породы количественно и качественно по показателям продуктивности различны. 2) Качественное различие особенно подчеркивается теми случаями, когда линии, имеющие сходные количественные показатели продуктивности (фенотипа), при скрещивании дают резко отличный эффект, либо положительный [1], либо отрицательный [2] 3) Качественное различие линий сказывается и на их различном отношении к инбридингу: линия I дает определенное понижение (почти на 150 кг), линии III, IV и V ведут себя более или менее нейтрально (50 кг). Следует оговориться, что оценка инбридинга проведена чрезвычайно грубо: за инбридинг признана простая принадлежность отца и матери к одной и той же «формальной» мужской линии без учета близости одинаковых имен. 4) Любопытно, что эффект зависит от направления спаривания. Например, спаривание линии III с V дает показатель продуктивности в 3910 кг за год, в то время как V линия с III дают лишь 3791 кг (табл. 11).

Подведем теперь итоги тех методов зоотехнической работы, при помощи которых человечество пыталось при капитализме овладеть управлением эволюцией домашних животных. Постараемся при этом вскрыть те противоречия, которые возникали при поступательном движении развивающегося капиталистического хозяйства, и наметить те пути, которыми эти противоречия должны быть преодолены.

Первый путь воздействия человека на эволюцию одомашненных животных заключался в изменении внешней среды, в которой отныне

[1] «Сочетание кровей», «nick»: например, сочетание линии III (показатель 3849 кг) с линией V (показатель 3726 кг) дает увеличение продукции до 3910 кг.

[2] Например, линия III (показатель 3849 кг) с линией IV (показатель 3841 кг) плохо сочетаются, давая при скрещивании всего 3671 кг.

приходилось существовать животным. При капитализме этот путь был расширен и углублен. Значительно улучшилось кормление и содержание животных, причем использовался не только вековой опыт, но и научные данные. Как показал наш анализ первого этапа одомашнения, подобные воздействия в эволюционном отношении являются преимущественно косвенными, изменяя направление естественного отбора. Поскольку техника эпохи капитализма мощнее предыдущих эпох, постольку и изменения, являвшиеся результатом этих воздействий, становились заметнее, чем в первобытные времена. Надо при этом сказать, что, благодаря недостаточному пониманию происходящих при этом биологических процессов, зоотехники, с одной стороны, часто переоценивали эволюционное значение тех чисто фенотипических изменений, которые им удавалось вызвать (ламаркизм), с другой — не менее часто недооценивали необходимость биологической приспособленности организмов домашних животных к среде (взгляд на животных, как на машину, игнорирование их биологической природы). Благодаря такому отношению, в особенности вследствие неразумно направленного искусственного отбора, нередко имело место ослабление конституции животного (Адамец, 1926). Перед нами поэтому стоит задача обязательного учета естественного отбора при планировании наших мероприятий по племенному делу (Кисловский, 1928). Тезис о несовместимости высокой продуктивности с крепостью конституции не выдерживает критики. Дело в неправильном отборе и недоучете биологических особенностей объекта при отборе. Там, где природа добилась высокой специфической продуктивности, например у лучших летунов — у птиц, или у лучших бегунов — у четвероногих, мы никакого ослабления конституции не имеем.

К разряду воздействий на эволюцию домашних животных внешней средой должны быть отнесены и попытки вызвать наследственную изменчивость, стимулировать мутационный процесс. Эта проблема стала несколько более определенной после блестящих работ Меллера (1927) и его последователей. Но все же на настоящем этапе мы не можем этот путь рассматривать как практический метод управления эволюцией домашних животных. Лишь в будущем — быть может, не столь еще близком — он станет одним из действительных методов воздействия на эволюцию, но не в качестве изолированого, единственного метода непосредственного «творения» новых форм, а в сочетании со всеми другими методами (в первую голову с утонченным подбором), и не просто путем механической «селекции» (фенотипической работы и т. д.).

Второй путь воздействия на эволюцию домашних животных — отбор по индивидуальным качествам отдельных животных. Это то «начало», которое, согласно Дарвину, «в последнем

Таблица 11

Структура ангельнской породы

Линия	Среднее для линии	При спаривании с линией						
		I	III	IV	V	VI	VII	XVI
I Fritz 1a 451	$n = 583$ Молока 3842 кг % жира 3.77	$n = 127$ 3716 кг 3.73	—	$n = 140$ 3940 кг 3.66	$n = 157$ 3827 кг 3.70	$n = 51$ 3815 кг 3.76	—	—
III Jürgen 1a 100	$n = 221$ Молока 3849 кг % жира 3.61	$n = 63$ 3915 кг 3.66	$n = 66$ 3899 кг 3.51	$n = 43$ 3671 кг 3.65	$n = 49$ 3910 кг 3.62	—	—	—
IV Jürgen 1a 154	$n = 615$ Молока 3841 кг % жира 3.58	$n = 53$ 3686 кг 3.77	$n = 108$ 3653 кг 3.61	$n = 145$ 3800 кг 3.73	$n = 123$ 3774 кг 3.77	—	$n = 37$ 3663 кг 3.58	$n = 71$ 3937 кг 3.58
V Donn 1a 267	$n = 145$ Молока 3726 кг % жира 3.68	$n = 33$ 3636 кг 3.68	$n = 43$ 3791 кг 3.67	—	$n = 69$ 3750 кг 3.68	—	—	—
XVI Hans 1a 578	$n = 218$ Молока 4040 кг % жира 3.65	—	$n = 33$ 3923 кг 3.79	$n = 48$ 3719 кг —	$n = 29$ 4254 кг 3.56	$n = 33$ 4375 кг 3.59	—	$n = 75$ 3921 кг 3.66

Продуктивность показана средняя за контрольный год.

столетии было официально признано» и которому «стали в гораздо большей степени следовать, чем в какое-либо прежнее время». В первую голову это был отбор по экстерьеру. В дальнейшем сюда присоединился учет и отбор по продуктивности, и еще позднее — попытки оценки «интерьера» с непосредственным учетом физиологических особенностей.

По существу оба предыдущих метода были известны еще задолго до развития капитализма, но лишь при капитализме удалось получить соответственные результаты.

Третий, уже специфически новый момент — это отбор не только по индивидуальным, фенотипическим качествам, но и по генотипу. Капиталистическое хозяйство разработало два пути этой оценки: по происхождению, путем заложения и систематического ведения племенных записей[1], и путем оценки производителей по потомству.

При докапиталистической форме хозяйства эти пути воздействия на эволюцию домашних животных, в особенности по отношению к крупным и медленно размножающимся животным, не могли иметь существенного значения. Но должно отметить, что и капитализму не удалось использовать более или менее глубоко эти принципы, так как по самой структуре капиталистического хозяйства невозможно было с достаточной широтой и глубиной производить требуемые для оценки генотипа анализы. Это признают и сами капиталисты. Известный французский заводчик голландского скота Mercier (l. c., стр. 153—154, 1931), анализируя племенную работу в Голландии относительно оценки производителей по потомству и утверждая, что это — способ наиболее верный и быстрый, говорит: «Как это ни покажется парадоксальным, способ этот может быть применен (разумеется, в капиталистическом, частном хозяйстве.— Д. К.) лишь в очень ограниченном числе случаев, и это исключительно по причинам экономического характера». (Следовало бы сказать — «социально-экономического».— Д. К.)

Лишь преодолев противоречия капиталистического хозяйства, можно будет полностью использовать эти новые приобретения капитализма.

В еще большей степени то же следует сказать о четвертом, тесно связанном с предыдущим, методе племенной работы, который заключается в разведении не отдельных индивидуумов, а групп животных, пород, имеющих в качестве целого более или менее сложную структуру.

[1] Понятие о важности и значении происхождения имелось и в более древние времена (Аравия, Рим, Индия). Но материал собирался весьма несовершенно (обычно только по женской или только по мужской линии), не имел общественного и коммерческого значения.

Это — нововведение, до капитализма не известное и невозможное. Недаром и самое слово razza, race, Rasse до конца XVII в. не имело в зоотехнической литературе современного значения (Dürst, по Henseler'у, стр. 69, 1926) и обозначало лишь общую конюшню, завод.

Капитализм стихийно стал на путь разведения пород, качественное многообразие которых регулируется методами спаривания и отбором. Но если, действуя стихийно, эмпирически, он на практике сделал крупный шаг вперед, то теоретически он не смог распутать противоречий, казавшихся его ученым неразрешимыми. Там, где дело касалось констатирования самого факта необходимости при племенной работе считаться не только со свойствами рассматриваемого индивидуума, там часто высказывались тонкие и верные замечания, казавшиеся, однако, парадоксами. Так, например, известный американский зоотехник К. Дэвенпорт (русское изд. 1911 г., стр 631) относится отрицательно к методу «разведения от лучшего» или, как он поясняет, к методу «отбора и разведения от лучших индивидуумов, но без отношения к кровным линиям». «Этого метода держатся при некультурных расах и небрежные сельские хозяева», категорически заявляет он.

Область эта почти всецело оставалась во власти интуитивного «скотозаводского искусства», куда теория не заглядывала или заглядывала весьма неохотно. И немудрено. Ибо привести это сложное многообразие в систему, могущую дать «ясность перспективы в работе», можно было, лишь видя перед собою, через голову межхозяйственных перегородок, ц е л о е. Из закономерностей же развития этого целого ясно вытекала несостоятельность капиталистической расчлененности с ее конкуренцией, враждой не на жизнь, а на смерть, с ее секретами и прочим арсеналом внутрикапиталистических противоречий. На советскую научную и практическую зоотехнию падает, таким образом, почетная задача преодолеть эти противоречия капитализма и в теории и на практике, смело взяться за более углубленное руководство эволюцией домашних животных, используя то, что при капитализме только наметилось, но полностью еще не претворено в жизнь, и открывая невиданные при капитализме новые пути.

Выводы

1. До одомашнения естественный отбор был главным фактором эволюции у предков наших домашних животных.

2. С первых шагов одомашнения хозяйственная деятельность человека стала могучим фактором эволюции домашних животных.

3. На ранних стадиях хозяйственного развития это влияние было главным образом косвенным, изменяя условия существования

одомашненных животных; человек тем самым изменял и направление естественного отбора.

4. В дальнейшем на сцену выступает активное вмешательство человека—отбор сначала «бессознательный», затем «методический» (Дарвин).

5. Социально-экономические отношения в человеческом обществе обусловливали собой и технику животноводства. Замкнутое натуральное хозяйство и невысокая техника всего сельского хозяйства допускали использование лишь таких методов воздействия на эволюцию домашних животных, которые были возможны в разрозненных индивидуальных, относительно мелких хозяйствах. Выше несистематического отбора у крупных домашних животных техника управления их эволюцией поэтому при подобных социально-экономических условиях не поднималась.

6. Зарождавшееся в XVIII в. в Англии капиталистическое сельское хозяйство не удовлетворилось медленными темпами эволюции домашних животных, наблюдавшимися до этого времени, и повело к введению в практику новых методов воздействия на эволюцию домашних животных.

7. В качестве таких новых методов следует отметить метод оценки производителя по потомству и тесно связанный с ним метод подбора, т. е. выбора не просто хорошего производителя, а производителя, дающего в строго определенных спариваниях лучшие результаты.

8. Социально-экономическая система капитализма, вовлекшая отдельные прежде разрозненные хозяйства в значительно более интенсивный межхозяйственный оборот, создала предпосылки для введения в практику этих методов, требующих 1) наличия огромного поголовья и 2) достаточного генетического разнообразия в пределах этого материала.

9. Для облегчения ведения такой уже межхозяйственной племенной работы к XIX в. было введено в практику ведение и издание племенных книг.

10. Современные улучшенные породы, вопреки ходячему мнению, состоят не из одинаковых экземпляров, а из качественно различных индивидуумов. Они и фенотипически (табл. 4) и генетически (табл. 3) более изменчивы, чем примитивные породы.

11. Эта генетическая разнородность отдельных животных внутри породы приводит к довольно большой гетерозиготности животных современных улучшенных пород.

12. Эта гетерозиготность, с одной стороны, имеет большое биологическое значение для особи (конституциональная крепость, «гетерозис»), с другой стороны, очень важна для породы в целом, придавая ей ту генетическую пластичность, которая так необходима при быстрых изменениях экономических требований.

13. Тем не менее наши современные улучшенные породы в целом являются не «мешаниной генотипов», а целым системой различных генотипов, более сложной по своей внутренней структуре, чем дикие виды и примитивные породы.

14. Эта система различных генотипов — целое породы — поддерживается специальными системами спаривания и рациональным отбором и подбором.

15. Существование системы породы дает возможность достичь высокой константности породы в целом, несмотря на гетерозиготность отдельных животных. Эта константность целого породы достигается даже для гетерозиготных комбинаций (табл. 6).

16. Для четкого планового руководства культурной породой требуется не ограничиваться знанием свойств отдельных животных, входящих в породу, но необходимо и знание (и изучение) породы как целого.

17. Для планирования племенной работы на будущее надо главное внимание обратить на следующее:

а) При современных технических средствах воздействия на внешние условия существования этот метод воздействия на эволюцию домашних животных должен быть значительно более эффективным, чем он был в прошлые эпохи (вспомним хотя бы искусственное вызывание мутаций путем облучения рентгеном, радием и т. д.).

б) Но все же у нас нет достаточных оснований полагать, чтобы мы могли даже в более или менее отдаленном будущем добиться того, чтобы непосредственно вызывать нужные нам наследственные изменения. Даже научившись повышать наследственную изменчивость, придется обращать сугубое внимание на строгий отбор, выбор специальных методов спаривания и соответствующее кормление и содержание.

в) Для получения животных, хорошо приспособленных к внешней среде и, следовательно, конституционально устойчивых, мы должны обратить максимальное внимание на процесс естественного отбора. Мы должны планировать породу так, чтобы она опиралась и на естественный отбор.

г) В практике племенной работы надо обращать больше внимания на систематическую оценку по потомству.

д) Разведение по линиям, дающее возможность получения высокого генетического сходства с выдающимся испытанным индивидуумом и опирающееся на индивидуальный подбор и оценку по потомству, является, таким образом, одним из самых эффективных методов улучшения домашних животных в ближайшем будущем.

е) При применении всего сказанного в в), г) и д) гораздо больше внимания должно уделяться породе в целом, чем это делалось до сих пор.

Тимирязевская сельскохозяйственная академия.
Москва.

ЛИТЕРАТУРА

1 Aberdeen-Angus Review, 1932.
2 Адамец, Общее животноводство, 1933.
3 Author of the Complete Grazer, 1807. «A treatise on the choice, buying and general management of live stock, comprising delineations and descriptions of the principal breeds». London.
4 Азаров, Тавдинский крупный рогатый скот, Москва, 1927.
5 Amélioration des races bovines en Belgique, Bruxelles, 1920.
6 American Aberdeen-Angus Herd Book, vol. 39.
7 Брусницын, Молочное скотоводство Сибири, Новосибирск, 1930.
8 Булашевич М. Е., Скотоводство, № 4, стр. 93—94, 1931.
9 Bates C. J., Thomas Bates and the Kirklivington Shorthorns, London, 1898.
10 Вавилов Н. И., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXVI, вып. 3, стр. 109—134, 1931.
11 Вавилов Н. И., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXI, вып. 2, 1926.
12 Веккерлин, О разведении домашних животных, 1865.
13 Wilkens, Grundzüge der Naturgeschichte der Haustiere, Dresden, 1880.
14 Laurence Winters, Animal Breeding, N. Y., 1925.
15 Витюгов, Холмогорский скот, Архангельск, 1928.
16 Wallace, The Live Stock of Great Britain, Edinburgh, 1923.
17 Вридт, Основы племенного подбора в молочном скотоводстве, 1930.
18 Hansson N., Kan man med ekonomisk fördel höja mjelfetthalten den ar wäre nötkreatursstammar och rasen lännade mjöelken? Meddelande N 78 från Centralanstalten för försök vasendet pä jord bras Omrett, 1913.
19 Гаркави, Труды III Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов, стр. 413, Ленинград, 1927.
20 Гаркави, Племенное дело в крестьянском хозяйстве, стр. 33—73, 1928.
21 Henseler, Der Rassenbegriff einst und jetzt. Lehren der Tierzucht, Hannover Schaper, 1926.
22 Горшков и Пижонков, Симментализированный скот Пензенского округа Средневолжского края, Пенза, 1930.
23 Gowen, Milk Secretion, Baltimore, 1924.
24 Дарвин, Прирученные животные, 1878.
25 Morley A. Jull, Progeny testing in breeding for egg production, Poultry Science, vol. XIII, Nr. 1, p. 44—51, 1934.
26 Дубинин и Ромашов, Биологический журнал, т. I, вып. 5—6, стр. 59—90, 1932.
27 Дэвенпорт, Основы племенного разведения, 1911.
28 Dürst, Kulturhist. Studien zur Schweizerischen Rindviehzucht, Bern-Bümplitz (без года, оттиск).
29 Зеттегаст, Учение о скотозаводском искусстве, 1880.
30 Iogannsen, Über Erblichkeit in reinen Linien, Fischer, Jena, 1902.
31 Kelley R. B., Zebu (Brahman) Cross Cattle and their Possibilities in North Australia, Melbourne. Pamphlet 27 of the Council for Scientific and Industrial Research, Melbourne, 1932.
32 Кисловский, О точности взятия промеров, Труды ГИЭВ, т. V, вып. 2, 1928 a.
33 Кисловский, О биологическом понимании экстерьера, Пути сельского хозяйства, 1928 b.
34 Кисловский, Племенное дело в крестьянском хозяйстве, 1928 c.
35 Кисловский, Труды Всес. съезда по генетике в 1929, 1930 гг.

[36] Кисловский, Истор.-генеал. введение к плем. книге раб. пород лошадей, 1934.
[37] Claussen, Männliche Blutlinien des Herdbuchkontrollverbandes Angeln, I und II, 1930—1931.
[38] Claussen, Die Ergebnisse der Paarungen einzelner Angler Rindviehstämme nach Körperform und Leistung. Landw. Rundschau für Angeln, H. 7, S. 194—200, 1932.
[39] Кремер, Тагильский скот, 1931.
[40] Kronacher, Allgemeine Tierzucht, Bd. III, S. 177, 1922.
[41] Crew, Quart. Bull. of the Bureau of Animal Genetics, vol. III, Nr. 5 (цит. по Kelley), 1932.
[42] George Culley, Observations on Live Stock containing hints for choosing and improving the best breeds, 1794.
[43] Ленин, Развитие капитализма в России, гл. IV, § 3.
[44] Лискун, Русские отродья крупного рогатого скота, Москва, 1928.
[45] Lush J., Inbreeding, Bull. 301 Agr. Exp. Stat. Iowa. Ames. Iowa, 1933.
[46] Lush J., A Herd of Cattle bred for twenty years without new blood, J. of Heredity, vol. XXV, Nr. 6, p. 208—214, 1934.
[47] Lush J. L. and Pearson, A Linebreeding program for horse breeding, J. of Heredity, vol. XXIV, Nr. 5, p. 185—191, 1933.
[48] Лысогорский С. К., Труды Гос. Дальневост. университета, серия V, вып. 4, 1928.
[49] Macdonald and Sinclair, The History of the Shorthorns, Vinton & Co. Ltd., London, 1907.
[50] Malin, The evolution of breeds, 1923.
[51] Маркс К., Капитал, т. I.
[52] Garvase Markham, The whole art of Husbandry contained in four books on Breeding, Feeding and Caring of all manner of «Cattell», London, 1631.
[53] Marshal, The rural economy of Norfolk, 1787.
[54] Marshal, A Review of Report (цит. по Дарвину), 1818.
[55] Mercier, Revue de Zootechnie, Nr. 3, p. 153—369, 1931.
[56] Mittelstaedt H. H., Studien am schwarzweissen Ostpreussischen Tieflandrind unter besonderer Berücksichtigung der Korrelation zwischen Körperform und Milchleistung, Diss. Halle, 1926.
[57] Muller, Artificial Transmutation of the gene, Science, 66, p. 84, 1927.
[58] Natusius H., Über Shorthornrinder, 1857.
[59] Natusius H., Landw. Jahrbücher, S. 441, 1875.
[60] Natusius H., Vorträge über Viehzucht und Rassenkenntnis, 1880.
[61] Печищев, Труды Сев.-вост. (Вятской) обл. с.-х. оп. станции, вып. VII (50), 1928.
[62] Плохинский, Печерское скотоводство, Архангельск, 1929.
[63] Поляков А. Н., Материалы зоотехн. совещания в Костроме в 1928 г., Кострома, 1929.
[64] Потемкин Н. Д., Основы практики племенного разведения с.-х. животных, стр. 136, Москва, 1933.
[65] Pott E., Der Formalismus in der landw. Tierzucht, 1899.
[66] Правоченский Р., Беговые испытания, как основа коннозаводства в России, СПб., стр. 176, 1908.
[67] Protero (Lord Ernle). English Farming past and present 1936. 5th ed.
Богарт. Экономическая история Соединенных Штатов. 1927.
[68] Rice, The breeding and improvement of Farm Animals, N. Y., 1926.
[69] Wright, Mendelian Analysis of the pure breeds of Livestock, J. of Heredity, vol. XIV, Nr. 8, 9, p. 405—422; vol. XVI, Nr. 6, p. 205—215, 1923, 1925.
[70] Reed, The Shorthorn World, vol. XIX, Nr. 5, p. 21.
[71] Рокицкий, Генетика, 1932.
[72] J. v. Rümker, Morpholog. Untersuchungen an in Deutschland gezogenen Shorthornrindern, Diss. Halle, 1926.

[73] Sasaki Kigotsuna, On the determination of a norm for the Dairy Cow., The Jap. J. of Zootechn. Science, vol. III, Nr. 3, 1928.
[74] Sasaki Kigotsuna, Biometric Study of Form in the Holstein-Friesien Cow., The Jap. J. of Zootechn. Science, vol. II, Nr. 3, 1927.
[75] Серебровский (доклад здесь на съезде).
[76] Сельскохозяйственный словарь-справочник, Гл. ред. Гайстер, Сельхозгиз, 1934.
[77] Тельгоэ, Бельгийский тяжеловоз, 1914.
[78] Фельдман, Наблюдения из скотозаводческой практики, 1893.
[79] Finley G. F., Cattle Breeding, Edinburgh, 1925.
[80] Fischer, The genetical theory of natural selection, Oxford, 1930.
[81] Lillian Hollingshead, A lethal factor in crepis effective only in an interspecific hybrid, Genetics, XV, Nr. 2, p. 114, 1930.
[82] Храмов, Труды сельскохозяйственных учреждений Сев. Кавказа, 1928.
[83] Четвериков, Журнал эксперим. биологии, серия А, т. II, стр. 1—54, 1926.
[84] Shorthorn Breeder's Guide, изд. 1930, 1931, 1932 гг.
[85] Шубская Е. И. и Салтыков Ф. И., Якутский крупный рогатый скот, Академия Наук СССР, Ленинград, 1931.
[86] Щепкин М. М., Вестник животноводства, 1915.
[87] Юрасов Н. А., Племенное дело в крестьянском хозяйстве, 1928.

D. A. KISLOVSKY. THE PROBLEM OF GUIDING THE PROCESS OF EVOLUTION IN OUR DOMESTIC ANIMALS

SUMMARY

1) Before domestication, in the wild state of the ancestors of our domesticated animals, natural selection has been the major force of evolution.

2) The activity of men began from the first steps of domestication to be a powerful factor of evolution in the domesticated animals.

3) At the first stages of economical development this influence of the activity of men has primarily been of an indirect nature: men changed the conditions of existence of the domesticated animals and thus changed the trend of natural selection.

4) Later on men began to practise artificial selection. At first as an unconscious selection and later as methodic selection (Darwin).

5) The social and economical development of the human society determined the technique used in animal breeding. As long as each breeding establishment has been quite independent of all others the technique of animal breeding necessarily remained rather primitive.

6) The rapid development of the economical conditions in England during the XVIII century has led to the adoption of more progressive methods of animal husbandry.

7) As such progressive methods we must name: a) more intensive feeding, b) more rational judging of type, c) judging a breeding animal not by type only, but also by pedigree and progeny test, and d) more consciously used breeding methods (systems of mating).

8) The rational use of breeding methods, selection by pedigree and breeding by progeny test required large numbers of animals. A single breeder not reinforced in his work by his fellow breeders could not do much here. We see consequently that animal breeders join into societies facilitating their common work (Herdbook societies for the whole breed).

9) As a result of these joined efforts of many breeders we see the origin of many improved modern breeds in England during the XVIII—XIX centuries.

10) These modern improved breeds consist, despite the current opinion, not of equal specimens, but of qualitatively different individuals. The modern highly developed improved breeds of live stock are phaenotypically (see table 4) as well as genetically (table 3) more variable than the primitive breeds.

11) This genetic unequality of the individuals within a breed naturally leads to a rather great heterozygosity of the animals forming our modern improved breeds.

12) This heterozygosity is for one part of great biological importance for the individual (strength of constitution, hybrid vigor-heterosis) and besides is of great importance to the breed as a whole allowing it a much higher genetic plasticity which is necessary in order to meet the rather quick changes of the economical requirements.

13) Nevertheless our modern improved breeds are not a mere jumble of different genotypes. A modern breed as a whole, it is a system of different genotypes and not a random jumble of them.

14) This system of different genotypes within a breed is maintained by the use of special systems of mating and by rigid selection.

15) The existence of this system of a breed as a whole, allows to attain a rather high constancy of the whole of the breed, notwithstanding the high degree of heterozygosity of individual animals. This constancy of the breed as a whole is attained even for heterozygous combinations (table 6).

16) The technique of building up and the further cultivation of this system of diverse genotypes within a breed is discussed with special notice of «nicking» and «line breeding».

17) A discussion of the future methods of controlling the progress of evolution leads to the following conclusions:

a) The change of external conditions of existence first used by primitive men becomes with the modern technique (inclusive irradiation, etc.) a much more mighty means of influencing the course of evolution (inclusive of the artificial production of mutations).

b) Nevertheless the author does not think, that even in a rather distant future, we could directly provoke the mutations we may want. Artificial induction of mutation must be reinforced by rigid selection,

special mating systems and last but not least special feeding, care and management.

c) In order to obtain animals well adapted to their surroundings and hence constitutionally vigorous, we must pay the maximum attention to the process of natural selection. We must be so planning our breeding program, that it may be reinforced by natural selection.

d) In the practice of selection much more attention should be paid to a systematic progeny test.

e) Line breeding, which gives us the possibility of breeding for a high genetic relationship (sensu Wright) with an outstanding proven individual must be supported by individual selection and progeny test, and thus be one of the most efficient methods in the improvement of our live stock in the nearest future.

f) Much more attention must be paid to the breed as a whole in practising all of these before quoted paragraphs c), d), e) than has been done of late.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. К. КЛУМОВ

САЙКА [*BOREOGADUS SAIDA* (LEPECH.)] И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ НЕКОТОРЫХ ЖИЗНЕННЫХ ПРОЦЕССОВ АРКТИКИ[1]

(*Представлено академиком* С. А. Зерновым)

Комплекс позвоночных животных Арктики, питающихся сайкой, выделяется автором в особую группу, называемую «плеядой», не подходящую под понятие «биоценоз».

Кроме этого, приводится материал по питанию сайки фитопланктоном, по срокам и местам нереста сайки в Баренцовом море, осенне-весенним миграциям сайки из Баренцова моря в Карское и обратно и ставится вопрос о таксономической неоднородности популяции сайки.

Автор считает сайку биологической осью жизни большинства позвоночных Крайнего Севера и подчеркивает ее значение в вопросе движения живого вещества в Северном Ледовитом океане.

Занимаясь вопросом питания морских млекопитающих Арктики (белухи, нерпы, морского зайца и др.), мне удалось установить, что для целой группы позвоночных животных Крайнего Севера сайка (полярная треска, *Boreogadus saida*) является одним из главных объектов питания[2].

Заинтересовавшись этой треской, я обнаружил, что биология ее почти совершенно не известна, так как эта рыба никогда еще не служила объектом промысла и огромнейшие ее скопления оставались до сего времени не замеченными.

С 1932 г. я начал собирать материал по биологии этой рыбки, связываясь с зимовщиками полярных станций и сотрудниками арктических экспедиций. Кроме того, за время своего пребывания на севере (1932, 1933, 1934 гг.) я и работавшие под моим руководством сотрудники экспедиций по изучению биологии и промысла морских млекопитающих производили наблюдения и собирали опросные данные по этому же вопросу.

В результате этой работы в моих руках сконцентрировался некоторый материал по биологии описываемого вида. Обработав его и использовав скудную литературу, я получил весьма интересные, хотя

[1] Пользуюсь случаем выразить признательность В. В. Васнецову за просмотр работы и оказанное содействие по ее опубликованию.

[2] Коротко об этом я уже писал ([1], [2], [3]).

и неполные данные, характеризующие роль сайки в Арктике. Можно смело сказать, что для большой группы позвоночных животных Крайнего Севера СССР сайка является основой жизни, если не в течение круглого года, то во всяком случае в течение значительной его части.

Как оказалось, сайкой питаются: нарвал (*Monodon monoceros* L.) и малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata* Lac.); у добытых близ берегов Гренландии в желудках была обнаружена исключительно только сайка, как об этом пишет Alvin Pedersen ([4]); белуха [*Delphinapterus leucas* (Pall.)], которая сопровождает косяки сайки; таким образом миграции этого зверя и его распределение зависят до некоторой степени от распределения и передвижения сайки, что показано еще в моей работе 1933 г. ([5])[1]; нерпа (*Phoca hispida* Schreb.), также идущая за косяками сайки и весьма интенсивно пожирающая ее (наблюдения Г. А. Ушакова, Н. А. Остроумова и др.) ([1, 5]); морской заяц (*Erignathus barbatus* Fabr.), питающийся в некоторых районах только сайкой, во время ее массовых скоплений (наблюдения, произведенные по моей просьбе М. П. Розановым, М. Ворончихиным и др.) ([1]); гренландский тюлень (*Histriophoca groënlandica oceanica* Lepech.), поглощающий сайку в больших количествах во время пребывания в Белом море зимой и на кромке полярных льдов летом ([1, 5, 6, 7]); белый медведь (*Thalassarctos maritimus* Phipps.), по наблюдению М. П. Розанова, вылавливающий сайку из воды и питающийся рыбой, выброшенной на берег осенними штормами. Последнее явление отмечается ежегодно на Вайгаче, Колгуеве, островах Новой Земли, Северной Земле, а летом на льдах Карского моря и высоких широт Северного Ледовитого океана. Подходя к берегу для икрометания, сайка даже незначительным штормом массами выбрасывается на берег [2].

Выброшенной на берег сайкой питается также и песец (*Alopex lagopus* L.), который даже после обильного снегопада, во время полярной ночи, выкапывает сайку из-под снега и льда, что стоит ему больших усилий.

Весьма интенсивно питаются сайкой и рыбы, каковы, например, треска (*Gadus morhua* L.), камбала-ерш (*Hypoglossoides platessoides*) и др., что изложено в докладах первой сессии ГОИН ([8]).

Население птичьих базаров высоких широт (Земля Франца-Иосифа, северная часть Новой Земли): кайра (*Uria lomvia lomvia* L.), мо-

[1] Конечно, большое значение для миграций зверя имеют и гидрометеорологические условия, влияющие также и на распределение сайки.

[2] Одним из многочисленных примеров такого выброса может служить факт, сообщенный Г. Н. Софроновым (зимовщик мыса Желания), который вдвоем с товарищем за шесть часов работы собрал на берегу бухты Поспелова около 600 кг сайки, выброшенной штормом.

евка (*Rissa tridactyla* L.), чистик [*Uria grille mandti* Licht.] и др. и птицы Карского моря: поморники (*Stercorarius pomarinus*, *St. epphus*, *St. parasiticus*), клуша (*Larus taimyrensis* But.) и крачка (*Sterna paradisea* Brünn) также весьма интенсивно пожирают эту рыбу [1]. Надо отметить, что два последние вида в Карском море образуют довольно многочисленные гнездовые колонии.

Указанные выше животные обнаруживают некоторую связь и между собой. Так, например, медведь питается нерпой (основной объект его питания), с которой связан в своих миграциях, морским зайцем

Фиг. 1. Схема «плеяды сайки»

и изредка белухой. Песец, сопровождая медведя и питаясь остатками его добычи (главным образом нерпы), иногда и сам становится объектом его охоты.

Морские птицы добывают сайку как непосредственно, так и при содействии или «помощи» морских млекопитающих, в частности и главным образом белухи, которая, выпугивая сайку из-под льда, где последняя обычно скрывается, делает ее доступной для птиц.

Указанные взаимоотношения животных, объединяемых сайкой, показаны на фиг. 1. Предлагаемая схема составлена мною для Европейского Севера и Карского моря и для Дальнего Востока (Чукотское море и Берингов пролив) должна быть несколько изменена. Так,

[1] Данные по птицам Карского моря собраны по моей просьбе М. Слепцовым, по Новой Земле Г. Н Софроновым, а по Земле Франца-Иосифа я воспользовался данными Демме Н. П. ([8]).

например, из нее должен быть исключен гренландский тюлень, на место которого, по всей вероятности, должен быть помещен его биологический аналог — полосатый тюлень (*Histriophoca fasciata* Limm.), образ жизни которого еще чрезвычайно слабо изучен. Нерпа (*Phoca hispida*), вероятно, заменится своим дальневосточным подвидом «акибой» (*Ph. h. Kraschenninnikovi* Naum. Smirn.). В эту схему должны будут войти и киты — горбач (*Megaptera nodosa* Bon.) и финвал (*Balaenoptera physalus* L.), которые питаются сайкой во время своего выхода в Чукотское море и Берингов пролив, и другие животные.

Указанную группу животных я называю «плеядой сайки». Понятие «биоценоз» связывается всегда с определенным узко ограниченным местом (географической точкой) и определенным, неизменным составом компонентов, его слагающих.

Плеяда объединяет группу мигрирующих животных, не привязанных к какой-либо географической точке, причем отдельные животные входят в состав плеяды лишь в определенное время года (непостоянно).

Следовательно, плеяда — это группа животных, объединяемая одним постоянным компонентом (детерминантом плеяды), отличающаяся усложненными взаимоотношениями и динамичностью в смысле сроков связи и пространства.

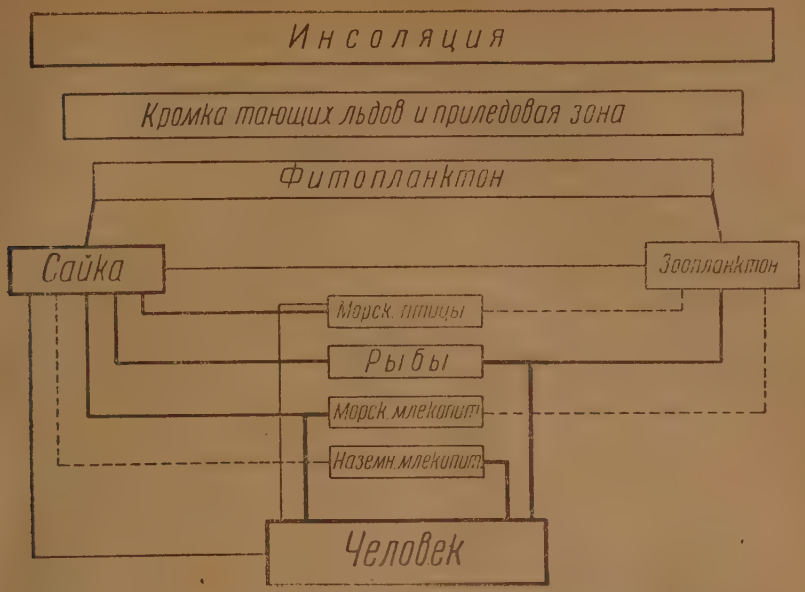
Конечно, приведенным выше списком и схемой не исчерпывается группа животных, связанных с сайкой. Здесь показана лишь одна сторона комплекса, а именно использование сайки ее потребителями — позвоночными животными. Другой стороной этого комплекса являются животные, которыми питается сама сайка. Этих животных я в настоящий момент не касаюсь, но они еще будут мною затронуты несколько ниже.

Сайка является до некоторой степени аккумулятором огромнейших запасов микропищевых ресурсов моря, недоступных для непосредственного использования позвоночными животными. Поэтому использование ими этих ресурсов происходит через сайку, которая, наряду с зоопланктоном, является одним из основных передаточных звеньев, играя при этом огромную роль в движении живого вещества Северного Ледовитого океана.

Сказанное весьма схематично изображено на прилагаемой фиг. 2, безусловно несовершенной, требующей уточнения и т. д., но, вероятно, все же близкой к действительности.

Приведенная схема требует некоторого объяснения, но для этого необходимо сделать небольшое отступление и коснуться сначала некоторых сторон биологии сайки.

До сих пор принято было думать, что сайка распространена



Фиг. 2. Различная толщина соединяющих линий указывает на различную степень использования одних компонентов другими

циркумполярно [(9, 10, 11) и др.]. Однако при ближайшем рассмотрении сведенных мною весьма обширных материалов удалось констатировать, что ее распространение имеет перерывы. Это обстоятельство заставляет считать распространение сайки амфиполярным или амфиарктическим [т. е. прерывистым; термин введен проф. Л. С. Берг (12)]. Отсутствие сайки констатировано в юго-западной части Баренцова моря, в восточной части моря Лаптевых и в западной части Восточно-Сибирского моря сайка также, повидимому, отсутствует вовсе или же попадается чрезвычайно редко, не образуя, конечно, массовых скоплений. Весьма возможно, что в этих местах она полностью заменяется недавно описанной тресковой рыбой — *Arctogadus borisovi* Drjag. (13). Далее на восток сайка встречается в Чукотском море и Беринговом проливе, где образует, так же как и на Европейском Севере, массовые скопления. В Беринговом море сайка встречается весьма редко; она попадает туда лишь случайно вместе со льдом из Полярного моря (14).

В Охотском море, вопреки имеющимся по этому вопросу литературным данным [(11, 15) и др.], сайка не встречается, о чем также совершенно определенно говорят Линдберг и Солдатов (14), повидимому, заменяясь здесь своим биологическим аналогом — минтаем (*Theragra chalcogramma* Pall). Последняя рыба, широко распространенная в морях Беринговом и Охотском и в северной части Япон-

ского моря, экологически обнаруживает большое сходство с сайкой [пелагический образ жизни, питание планктоном и пр. ([16])] и также служит одним из основных объектов питания некоторых морских млекопитающих, например, сивуча (*Eumetopias jubatus* Schreb.). Принимая во внимание стадность сивуча, надо думать, что минтай образует довольно значительные скопления.

В своем распространении и распределении сайка почти всегда связана со льдами, обнаруживая, если так можно выразиться, г л а ц и о ф и л и ю.

Питание сайки в зимний период времени складывается из следующих основных объектов (для Баренцова моря): *Rhoda inermis, Themisto libellula* (холоднолюбивая форма)[1], икра рыб (species?) и креветок [видимо *Crangon* ([17])]. Кроме того, как мне сообщил Г. Н. Софронов, в октябре 1933 г. он обнаружил в желудках добытых им саек мальков каких-то рыб до 5 см длиной. Необходимо отметить, что тщательного микроскопического анализа содержимого желудков сайки зимой не производилось. Летом питание сайки носит совершенно иной характер.

Как известно, во время таяния морских льдов наблюдается бурное развитие органической жизни в зоне талой воды, которая богата питательными веществами (карбонаты, нитраты, фосфаты). По краю тающих льдов, будь то отдельная небольшая льдинка или громадное ледяное поле, в их изъединах и «карнизах» наблюдается огромное, по количеству и разнообразию видов, развитие ледовой формы диатомовых водорослей и жгутиковых ([18, 19, 20, 21]). Последнее привлекает большое количество различных беспозвоночных, а также и сайку, пищей которой весной и летом служит также и фитопланктон.

В подтверждение сказанного я приведу протоколы вскрытия сайки, сделанные П. И. Усачевым, участником экспедиции «Седова» в 1934 г. в северо-восточную часть Карского моря.

Сайка, добытая 2 августа 1934 г. около станции № 15 ([22]), примерно под 79° северной широты и 80° восточной долготы, имела следующее содержимое желудка[2]:

«САЙКА № 1. В желудке зеленоватые остатки, состоящие из диатомовых водорослей:

Главная масса: *Fragilaria oceanica* — свежая.
Thalassiosira — несколько видов, остатки.
Nitzschia frigida — свежая.

[1] По данным Лаборатории биологии моря ВНИРО.

[2] Считаю своим приятным долгом выразить свою глубокую признательность П. И. Усачеву за предоставление мне крайне интересного и ценного материала. Данные вскрытия желудков цитирую по дневнику П. И. Усачева.

САЙКА № 2. Желудок и кишечник с пищей. Серо-зеленая кашица. В желудке — остатки зоопланктона, довольно много (не определены).
Фитопланктон:
Fragilaria oceanica — много.
Довольно много: *Nitzschia frigida*, *Thalassiosira spec.?*, *Melosira arctica*, *Chaetoceros* — остатки.
Преобладает масса фитопланктона».

5 августа того же года П. И. Усачевым была вскрыта еще одна сайка, добытая им подле станции № 18, под 79° северной широты и 85° восточной долготы. Вскрытие показало:

«САЙКА № 3. Желудок наполнен слабо.
В желудке: *Nitzschia frigida* — очень много. *Fragilaria oceanica* — много. *Melosira arctica*, *Thalassiosira* и прочие диатомовые — довольно много.
Зоопланктона — мало. В кишечнике остатки тех же диатомовых».

Найденные в большом количестве в желудках саек диатомовые являются типичнейшими представителями ледовой флоры Карского моря. Таким образом участие фитопланктона в питании сайки лишний раз подтверждает и по-новому характеризует нам ее глациофилию [1].

Исходя из имеющихся у нас данных, мы можем дать следующую схему питания сайки:

Фитопланктон	участвует в пище летом; отсутствие фитопланктона в желудках саек зимой может быть объяснено или недостаточностью наблюдений, или слабым развитием фитопланктона в районах питания сайки в этот период времени.
Зоопланктон	главная пища зимой и, вероятно, второстепенная летом.
Мальки рыб, икра рыб и ракообразных	второстепенные объекты питания зимой и осенью, повидимому, совершенно отсутствующие летом.

Теперь становится более ясной приведенная выше схема (фиг. 2).

С наступлением периода повышенной инсоляции начинается вскрытие и таяние ледового покрова моря, создаются благоприятные условия для развития фитопланктона, привлекающего к себе целую группу беспозвоночных животных и сайку. Последние в местах своего скопления определяют наличие птиц, хищных рыб

[1] Биологические особенности сайки, возникшие в процессе приспособления к обитанию во льдах и позволяющие ей оставаться подвижной при низких температурах, до сего времени еще не вскрыты. Несомненно, однако, что, приспособившись к указанным условиям, сайка заполнила имевшийся здесь пробел, так как она и поныне является единственной пелагической рыбой, тесно связанной со льдами и использующей кормовое богатство приледовой зоны.

и морских млекопитающих, которые в свою очередь привлекают хищников высшего порядка (например, медведя). Почти все позвоночные используются человеком.

В нашем примере мы имеем такой же ряд превращений солнечной энергии в конечный продукт, используемый человеком, который был так прекрасно описан К. А. Тимирязевым ([23]): «Пища служит источником силы в нашем организме потому только, что она не что иное, как консерв солнечных лучей» [подчеркнуто Тимирязевым ([23])], стр. 354, и далее: «Растение из воздуха образует органическое вещество, из солнечного луча — запас силы» ([23]), стр. 348. Это «органическое вещество» и накопленный фитопланктоном «запас силы» — иначе энергия — и используются сайкой, а через нее группой животных и человеком. Таким образом мы имеем здесь превращение и перенос энергии, что схематически показано на фиг. 2.

Мне хотелось бы еще остановиться на трех моментах биологии сайки, до сего времени мало или почти не освещенных в литературе: ее сезонных перемещениях (миграциях), нересте и систематической неоднородности популяции (образовании биологически обособленных групп).

По миграциям сайки я имею целый ряд наблюдений. Слепцов, Розанов, Ушаков и др. наблюдали колоссальные скопления сайки в период август — сентябрь в Карском море. В октябре огромные подходы сайки констатированы Ворончихиным — у побережья Вайгача (Карские ворота), Клюге, Софроновым — у мыса Желания (Новая Земля), в Маточкином Шаре — братьями-ненцами Ф. и И. Вылко и т. д. Все подходы сайки в осенний период времени объясняются ее нерестом, который, по всем наблюдениям, проходит близ берегов Новой Земли, Вайгача, Колгуева, Чешской губы, полуострова Канина и пр. По движению сопровождавшего косяки сайки морского зверя (белухи, нерпы и др.) можно было установить и направление хода сайки, которая осенью шла всеми указанными проливами и у мыса Желания — из Карского моря в Баренцово. Учитывая наличие больших скоплений сайки летом в Карском море, отсутствие наблюдений таких скоплений зимой и, с другой стороны, наличие больших скоплений сайки в Баренцовом море осенью и зимой и из года в год повторяющихся проходов сайки в осенний период времени из Карского моря в Баренцово, а также отсутствие сайки в Баренцовом море летом, — в районах, где нет льда, т. е. в средней и южной его частях (наблюдались лишь единичные экземпляры), — приходится признать, что миграции сайки осенью из Карского моря в Баренцово, а весной в обратном направлении (более разреженные и потому менее заметные) происходят ежегодно и вполне закономерно. Это будет особенно понятно, если мы вспо-

мним, что сайка в своем распределении всегда связана со льдами (особенно в летний период времени), питаясь ледовой флорой фитопланктона ([5]).

Летом, как сказано, сайка образует огромные скопления в Карском море, распространяясь в массовом количестве до побережья Северной Земли, нередко заходя и в западную часть моря Лаптевых. В восточной же части моря Лаптевых сайка, если и встречается, что окончательно еще не установлено, то, повидимому, лишь случайно и в небольшом количестве.

Распределение сайки в Карском море связано преимущественно со льдами. Каждая маленькая, даже отдельная льдинка, не говоря уже о больших полях и кромке полярных льдов, бывает буквально окружена тесным кольцом сайки, питающейся здесь фитопланктоном — диатомовыми, столь богато представленными в зоне талой воды и в самих изъединах и карнизах льда. То же можно сказать и о высоких широтах Баренцова моря, хотя здесь большие скопления сайки даже при наличии льда не были констатированы.

Осенью, в связи с замиранием жизни глациально-пелагического комплекса[1], которое вызывается уменьшением инсоляции и понижением температуры, сайка переходит из Карского моря на кормовые поля, еще богатые органической жизнью, т. е. в Баренцово море. Кроме возникновения неблагоприятных условий питания, миграции сайки обусловлены еще одним чрезвычайно мощным фактором — фактором размножения.

Нерест сайки в пределах западной части евразийского сектора Арктики, как это явствует из приведенных выше материалов, происходит только в Баренцовом и Белом морях, вероятно в связи с совершенно отличными термическими и вообще гидрологическими условиями этих морей по сравнению с остальной частью Северного Ледовитого океана, лежащей на восток от Баренцова моря. В литературе, кроме указаний Расса ([24]), почти нет никаких сведений о нересте сайки. Л. Зенкевич («Некоторые моменты зоогеографии северного полярного бассейна»..., «Зоологический журнал», т. XII, № 4, 1933) пишет, что биология сайки «совершенно не изучена», и, опираясь на данные Рихардсона (Richardson), указывает, что, по словам последнего, нерест сайки у берегов Гренландии происходит в феврале.

Скопления сайки в Карском море в сентябре носят ярко выраженный преднерестовый, миграционный характер, так как в это

[1] Я совершенно не касаюсь здесь группы животных бентоса, максимум расцвета которой падает на период интенсивного отмирания глациально-пелагического комплекса. Это явление не составляет предмета настоящей работы и потому здесь специально не разбирается.

время сайка начинает свое передвижение к местам нереста, группируясь в чрезвычайно крупные косяки.

Нерест сайки протекает в восточной части Баренцова моря, в различных районах, в разное время.

В настоящий момент мы можем отметить две волны нерестовых подходов сайки. Первая падает на октябрь — ноябрь и охватывает следующие районы: мыс Желания, полуостров Адмиралтейства, Крестовую губу (надо думать, что нерестом охватывается все западное побережье северного острова Новой Земли), Маточкин Шар, Кармакулы, острова Вайгач, Колгуев и т. д.

Вторая волна падает на январь — февраль, иногда захватывая и начало марта. В это время нерест сайки, по имеющимся наблюдениям, происходит в следующих районах: Чешской губе, Канинских банках, на западном побережьи полуострова Канина, западном побережьи Белого моря (местами), доходя до устья Северной Двины. Насколько многочисленны бывают ее подходы к берегам Двинской губы, выяснить не удалось. По сообщению Н. Халдиновой, в некоторые годы массы сайки подходят к берегам Сорокской губы одновременно с навагой (январь, февраль).

Перед самым нерестом, правда, это отмечается не везде, сайка, так же как и навага, заходит в реки, не поднимаясь, однако, высоко, и затем, скатываясь, нерестится в море, близ берегов. Значение этого явления неясно, так как до сего времени этим вопросом никто еще не занимался.

Необходимо отметить, что икра, выметанная сайкой в октябре — ноябре (первая волна нереста), не имеет благоприятных условий, способствующих быстрому развитию, попадая в среду низких температур и темноту полярной ночи, и поэтому, надо думать, развивается довольно медленно.

Темпы и условия развития икры сайки не изучены в полной мере, хотя и представляют несомненный интерес. В этом направлении следовало бы поставить специальные исследования.

По данным Т. С. Расса ([24]), в мае в Баренцовом море были найдены мальки сайки «от 4 до 9 мм» длиной. Это, как мне кажется, подтверждает данные о неодновременности нереста (наличие двух периодов) и говорит о том, что выметанная икра, хотя и медленно, развивается и во время полярной ночи, а с наступлением периода повышенной инсоляции и повышением температур, вероятно, начинается интенсивное ее развитие. Можно думать, что выход мальков из икры приходится на апрель — начало мая.

Наши данные говорят о том, что нерест сайки всегда происходит в прибрежной зоне, и, повидимому, по наличию мальков нельзя еще судить о точных местах и районах нереста. Необходимо иметь в виду, что и икра, и мальки (икра сайки пелагическая)

течениями и ветром могут быть переносимы на большие расстояния от первичных мест нереста.

В связи с наличием двух совершенно определенно разделенных между собой сроков нереста сайки встает вопрос: имеем ли мы здесь дело с двумя биологически обособленными группами (расами), или же задержки в икрометании объясняются разновременным нерестом различных возрастных групп, что мы наблюдаем у некоторых морских животных и, в частности, у большинства морских млекопитающих, для которых вполне точно установлены различные сроки щенки разновозрастных групп.

Некоторые намеки на существование двух систематических групп сайки были уже высказаны и раньше. Так, проф. В. К. Солдатов (15), говоря о сайке, добытой в Белом море (в марте), отмечает, что последняя отличается от баренцовской рядом морфологических признаков. Следует отметить, что сайка, которой располагал проф. Солдатов, из Баренцова моря была добыта осенью, а из Белого моря, как сказано выше, — весною. Таким образом эти рыбы являлись представителями как раз тех самых двух биологических групп (двух волн нереста), на которые я указывал выше.

К сожалению, отсутствие необходимого количества материала лишает возможности разрешить сейчас этот вопрос окончательно и заставляет меня ограничиться приведенными указаниями. Однако я глубоко уверен, что при внимательном изучении биологии и морфологии сайки род *Boreogadus*, несомненно, распадется на ряд таксономических отдельностей (берингово-чукотская, евразийская, гренландская и пр.). Этого надо ожидать, учитывая наличие hiatus'a в распространении, наличие некоторых морфологических отличий и особенно глубоких различий в биологии этой рыбы между намечающимися отдельными ее группами.

Говоря о нересте, нельзя обойти молчанием те колоссальные скопления, несомненно имеющие большой промысловый интерес, которые образует сайка в это время. Следует отметить, что повсюду в местах нереста сайку штормами выбрасывает на берег в таком огромном количестве, что местное население и зимовщики полярных станций делают запасы на всю зиму, собирая ее как для собственного потребления, так и для корма собак.

Кроме огромных нерестовых скоплений в Баренцовом море, мы имеем большие скопления сайки в Карском море летом, называемые мною миграционными, преднерестовыми.

Во время указанных скоплений (летом в Карском море, а зимой и осенью — в Баренцовом) сайка является основным и, пожалуй, единственным объектом питания указанных выше (фиг. 1) морских млекопитающих и других позвоночных. Белуха, нерпа, морской заяц и др. во время скоплений сайки питаются исключительно ею.

Во время подходов сайки в районе южной части Новоземельского мелководья и других местах Баренцова моря количество пустых желудков у трески бывает минимальным (6%), а индекс наполнения наиболее высоким, причем в желудке у нее встречается «исключительно сайка» ([8]), стр. 27. То же можно сказать и о других животных (песец, отчасти медведь, морские птицы и пр.). Таким образом сайка, питаясь фитопланктоном и зоопланктоном, аккумулируя в себе пищевые ресурсы моря, по большей части недоступные для использования крупными животными, является важнейшим передаточным звеном в пищевой цепи моря, поглощая, усваивая и передавая этим животным пищевые ресурсы моря уже в виде полноценного белкового продукта.

Колоссальные количества сайки, поглощаемые различными животными, превращаются в огромные запасы энергии, частично в том или ином виде возвращающейся в море, частично переносимой человеком, морскими млекопитающими, птицами и пр. в различные географические области.

Количественная сторона этого явления в настоящий момент только намечается и пока еще не может быть достаточно освещена, так как мы не знаем многих необходимых деталей жизни как самой сайки, так и большей части животных, указанных в приведенной схеме (фиг. 1)[1]. Но разрешение этого вопроса, имеющего громадную научную и практическую ценность, которая в настоящий момент не может быть нами даже учтена, недалеко. Об этом свидетельствует размах работ, проводимых в Арктике за последнее время по заданию нашего правительства, и тот огромный интерес, который проявляется со стороны широких масс к делу изучения и освоения Крайнего Севера СССР.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт морского рыбного хозяйства
и океанографии (ВНИРО).

ЛИТЕРАТУРА

[1] Андросова, Кальянов, Савватимский, Труды ГОИН, т. IV, вып. 2, 1934.
[2] Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопред. стран, ч. II, 3, изд. ВНИОРХ, 1933.
[3] Берг Л. С., Изв. Госуд. геогр. о-ва, т. 66, вып. 1, 1934.
[4] Грацианов, Труды Отд. ихтиологии О-ва акклиматизации животных и растений, т. IV, 1907.

[1] Необходимость проведения массовых наблюдений за образом жизни сайки заставляет меня обратиться с просьбой ко всем работникам Крайнего Севера прислать даже отдельные наблюдения о подходах, скоплениях и местах нереста сайки по адресу: Москва, Верхне-Красносельская ул., д. 17, Всесоюзный институт морского рыбного хозяйства и океанографии, старшему научному сотруднику Сергею Константиновичу Клумову.

[5] Driagin P. A., Zool. Anz., Bd. 98, 1932.
[6] Зубов Н. Н., Сборник «Сев. морской путь», II, 1935.
[7] Клумов С. К., Труды Полярной комиссии Академии Наук, вып. 27. Печатается.
[8] Клумов С. К., Журнал «Рыбное хозяйство СССР», № 5, 1935.
[9] Клумов С. К., Журнал «Сов. Арктика», № 2, 1935.
[10] Клумов С. К., Журнал «Рыбное хозяйство СССР», № 11, 1935.
[11] Книпович Н. М., Труды Института по изучению Севера, 1926.
[12] Krogh A., Zeitschr. vergleich. Physiol., 12, 668, 1930.
[13] Солдатов В. К. и Линдберг Г. У., Обзор рыб дальневост. морей, ТИРХ 1930.
[14] Материалы по питанию рыб Баренцова моря, II. Под ред. Л. Зенкевича. Доклады I сессии ГОИН, 1931.
[15] Почему зверь уходит на юг. Журнал «За рыбную индустрию Севера», № 12, 1934.
[16] Расс Т. С., Карело-Мурманский край, № 3—4, 1931.
[17] Samoilovich R., Geografiska Annaler, 1935, SVEN HEDIN.
[18] Солдатов В. К., Труды Плавморнина, вып. 3, 1923.
[19] Смирнов Н. А., О морском звер. промысле на русских судах, СПб, 1903.
[20] Suyehiro Jasno, Bull. of Japan. Soc. of Scien. Fisch., vol. III, № 1.
[21] Тимирязев К. А., Жизнь растения, изд. бр. Сабашниковых, 1914.
[22] Усачев П. И., Труды Всес. аркт. института, т. XXI, 1935.
[23] Харвей Х. В., Биохимия и физика моря, изд. Академии Наук, 1933.
[24] Pedersen Alvin, Fortgesetzte Beiträge zur Kenntnis der Säugetiere und Vogelfauna der Ost-Küste Grönlands. Meddelelser om Grönland, LXXVII, Köbenhavn, 1931.

S. K. KLOUMOV. MORUE POLAIRE (*BOREOGADUS SAIDA*) ET SON IMPORTANCE POUR CERTAINS PROCÈS VITAUX DE L'ARCTIQUE

RÉSUMÉ

La morue polaire (*Boreogadus saida*) sert de nourriture principale à tout un groupe d'animaux vertébrés comme le narval, le *Delphinapterus leucas*, le phoque de Greenland, le renard blanc, l'ours blanc etc., ainsi qu'à une série d'oiseaux et de poissons, habitant le Nord de l'Europe.

A mesure qu'on s'approche de l'extrême Orient ce groupe varie et comprend les plus gros représentants du règne animal, comme la baleine.

Tout ce groupe d'animaux «consommateurs de morue polaire» peut être designé sous le nom de «pléiade de la morue polaire».

Dans certaines saisons qui durent dans la mer de Kara depuis le mois du juillet jusqu'au mois d'août et dans la mer de Barents depuis le mois d'octobre jusqu'au mois de février la morue polaire s'accumule en quantités immenses et présente sans contredit un grand intérêt industriel.

La distribution de la morue polaire dépend toujours de la présence de la glace. Cela peut être expliqué par la richesse en vie organique des zones entourant celles de la glace fondante. On trouve dans l'estomac de la morue polaire des algues diatomées (*Nitzschia frigida*, *Fra-*

gilaria oceanica, Melosira arctica) et d'autres représentants caractéristiques de la flore glaciale. A côté du phytoplanctone se sont les invertébrés appartenant à la faune pélagique, qui servent (surtout en hivers) de nourriture à la morue polaire. La frayère de la morue polaire pour la partie ouest du secteur européen et asiatique de l'Arctique ne se trouve que dans la mer de Barents et dans la mer Blanche, où deux periodes de frais peuvent être observées. La première a lieu au mois d'octobre et au mois de novembre du côté ouest de l'île du Nord de la Nouvelle Zemble, tandis que l'autre se rapporte aux mois de janvier et de février et se laisse observer dans des régions plus sud, comme le golfe Tchesky, les eaux du cap Kanine et la mer Blanche. Les différents moments d'interruption du frai de la morue polaire habitant la mer de Barents et de celle que l'on trouve dans la mer Blanche ainsi que leurs différents indices morphologiques permettent de supposer l'existence au moins de deux espèces biologiques. En conclusion on peut signaler l'importance de la morue polaire comme alimentation primordiale pour tout un groupe de vertébrés de l'Arctique. La morue polaire joue le rôle d'un pivot biologique autour duquel se concentre la vie de la plupart des vertébrés de l'extrême Nord. Se nourrissant de phytoplanctone, la morue polaire absorbe et assimile les ressources microalimentaires de la mer pour les transmettre ensuite sous forme d'une matière excessivement riche en produits albumineux aux vertébrés qui eux-mêmes ne pourraient s'en procurer directement. Donc on observe ici un phénomène de transmission d'énergie accumulée par la morue polaire dans de diverses régions géographiques. Le côté quantitatif de ce phénomène, n'étant pas encore étudié, ne peut pas être évalué ici en tout son ampleur.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

A. I. KURENTZOV

DIE «SÜDLICHEN» ELEMENTE IN DER LEPIDOPTERENFAUNA DER TAIGA[1] DES USSURIGEBIETS

Der Verfasser studiert die Lepidopterenfauna der Taiga des Ussurigebiets. Sie besteht im Grunde genommen aus folgenden Elementen: 1) den transpaläarktischen, 2) den ostsibirischen, 3) Arten mit disjunktivem Verbreitungsareal und 4) endemischen Formen. Die Entstehung dieser Elemente synchronisiert er mit dem grossen Alterium.

Das Ussurigebiet kann nach seinem orographischen Bau in zwei Teile eingeteilt werden: den westlichen, ziemlich tief gelegenen ebenen Teil längs den Flüssen Ussuri und Suifun, und den östlichen-hohen, von den Falten des Gebirgssystems Sichote-Alin durchzogenen Teil.

Die grössten Höhen des Sichote-Alin erreichen 2000 m über dem Meeresspiegel und liegen meist in der Nähe des Japanischen Meeres.

Die Verteilung der Vegetation und Fauna im bergigen Teil entspricht der Höhe des Ortes. Im Süden sind die Täler und Berghänge bis zu einer Höhe von 700—800 m mit gemischten Lianenwäldern bedeckt; weiter aufwärts bis zu 1200—1500 m ist der Gürtel der Fichten- und Tannentaiga ausgebildet. Einzeln stehende grössere Höhenmassive stellen offene Berglandschaft dar, wo die Waldvegetation nur durch kleinwüchsige, kriechende Sträucher (*Pinus pumila, Rhododendron chrysanthum* u. s. w.) vertreten ist. Am häufigsten aber ist der Hochgebirgsgürtel dieser Höhen, eine der steinigen Tundra analoge Formation, die mit Moos, Flechten und einigen Arten von Blütenpflanzen (*Saxifraga, Artemisia, Campanula* u. a.) bewachsen sind.

Vorliegende Arbeit betrifft die Fauna der Fichten- und Tannentaiga, deren Vegetation daher etwas ausführlicher geschildert sei.

Die Fichten- und Tannentaiga, oder Taiga vom ochotischen Typus, wie sie von den Botanikern genannt wird, ist im östlichen Teil des Ussurigebiets weit verbreitet. Wie oben bemerkt, beginnen im südlichen Sichote-Alin die Nadelholzwälder in einer Höhe von 700—800 m und steigen bis 1200—1500 m an. Im Norden dagegen, senkt sich allmäh-

[1] «Taiga» — Benennung des sibirischen Nadelholzwaldes.

lich ihre obere und untere Grenze. So nehmen sie im mittleren Sichote-Alin (bis 500—700 km nördlicher), wo eine bestimmte Abschwächung der Rolle der gemischten Wälder zu beobachten ist, die Täler im Oberlauf der Flüsse ein, bis 300—500 m hinaussteigend. Im nördlichen Sichote-Alin dagegen, im Gebiet der Flüsse Chadi, Kopi, Botshi, wo von gemischten Wäldern nur einzelne Vertreter übrig bleiben (*Philodendron amurensis, Eleutherococcus senticosus*), ergibt die Fichten- und Tannentaiga auch überall in den Tälern die Hauptgruppierungen der Vegetation.

Die Nadelholzwälder des Ussurigebiets unterscheiden sich nach ihrer floristischen Zusammensetzung in vielem von denen der andern Teile Eurasiens. Die hauptsächlichsten Baumarten, die die ochotische Taiga bilden, sind die ajanische Fichte (*Picea jesoensis*) und die Weissrindentanne (*Abies nephrolepis*). Im Schatten dieser Bäume wachsen Eibe (*Taxus cuspidata*), Ahorn (*Acer ukurunduense*), Eberesche (*Sorbus amurensis* und *Sorbus* sp.), Geissblatt (*Lonicera edulis*), *Daphne kamtshatica*; in den südlichen Teilen gesellen sich ihnen noch *Echinopanax horridus, Syringa robusta* und an der oberen Waldgrenze sowie an Gesteinshalden ein kriechender Nadelholzstrauch — *Microbiota decussata* bei. Von krautartigen Pflanzen kommen hier neben einer ganzen Reihe transborealer Arten (*Oxalis acetoseila, Trientalis europea, Linnea borealis*), auch solche Arten vor, wie *Clentonia udensis, Anemona reflexa, Isopirum raddeanum, Corydalis gigantea* und viele andere.

Im Zusammenhang mit der grossen Mannigfaltigkeit und Eigenartigkeit der Vegetation und Flora der Fichten- und Tannentaiga zeichnet sich naturgemäss auch ihre Lepidopterenfauna durch besondere Eigentümlichkeiten aus, sowohl hinsichtlich ihre systematischen Zusammensetzung, als auch hinsichtlich ihrer Ökologie und geographischen Verbreitung. Diese Fauna besteht im Grunde genommen aus folgenden Elementen: 1) den transpaläarktischen, 2) den ostsibirischen, 3) Arten mit disjunctivem Verbreitungsareal und 4) endemischen Formen.

Vorliegende Arbeit soll die beiden letzten Kategorien behandeln.

Die Arten mit diskontinuierlichem Verbreitungsareal können ihrerseits in folgende Gruppen eingeteilt werden:

1) Arten, die ausser den gebirgigen Teilen des Ussurigebiets noch im Himalaya, im Westchina und Nordjapan vorkommen. Hierher gehören:

Sipna picta Btl.
Kerala decipiens Btl.
Microloba bella Btl.
Eustroma inextricata Wkr.
Cidaria minna Btl.
Boarmia angulifera Btl.
Trichodezia kindermanni, Leechi Btl.
Ortholitha niphonica Btl.
Hemerophylla subplagiata Wkr.
Ocoelophora lentiginosaria Leechi
Scionomia anomala Btl.

2) Arten, die nach ihrer geographischen Verbreitung den vorhergehenden nahe stehen, aber ausserdem noch auf der Insel Formosa vorkommen:

Brabira arthemidora Oberth.
Hysterura multifaria Swinh.
Photoscotosia atrostrigata Brem.

3) Mit Nordjapan (Inseln Sachalin und Yeso) gemeinsame Arten, die zum Teil in die Gebirgsländer bis zum mittleren Amur (Kleiner Chingan) vordringen:

Melanema venata Btl.
Habrosyne dieckmanni Graes.
Chrysoptera aurata Stg.
Hylophyla sylpha Btl.
Lophopteryx velutina Oberth.
Cidaria consanguinea Btl.
» *defricata* Püng
Chlorissa plana Wilm (?)
Myrteta unio Oberth.
Garaeus mirandus mirificus B.-H.
Aracima muscosa Btl.
Gondaratis fixeni Brem.
Trichobaptria executa Feld.
Abraxas carafutonis Mats.
Scionomia mendica Btl.

4) Arten, die ausser Nordjapan und dem Ussurigebiet sporadisch nach Westen bis zu den Sajanen verbreitet sind. Hierher gehören 3 Arten:

Spilopera debilis Btl. (auch im gebirgigen Korea)
Lygris achatinellaria Oberth.
Cidaria mandschurica Brem.

Von endemischen Arten, die im Ussurigebiet ökologisch an die Zone der Fichten- und Tannentaiga gebunden sind, erwähne ich folgende:

Eurydoxa advena Fil.[1]
Oporinia sp. n.
Boarmia sp. n.
Collix sp. n.
Leucodrepana komarovi Kurz
Abraxas heringi Kard.
Limenitis eximia Molt.
Boarmia amoenaria Stg.
Cidaria sp. n.

Den aufgezählten Arten, die als endemische Formen des Sichote-Alin gelten können, stehen ökologisch noch folgende nahe, die auch aus anderen Teilen des Ussurigebiets bekannt sind:

Limenitis hommeyeri Tancr.
Nossa palaearctica Stg.
Rhyacia dewitzi Graes.
Zanclognatha helialis Stg.

Wenn die erste Gruppe endemischer Formen ökologisch eng an die Zone des Nadelwaldes gebunden ist und ausserhalb dieser Verhältnisse nicht vorkommt, so kommen die Arten der zweiten Gruppe endemischer

[1] Diese neue Tortricidengattung und -art wurde von mir nur einmal auf dem Berge Chualaza an der oberen Grenze des Waldes erbeutet.

Formen, die ebenfalls treue Begleiter der Fichten- und Tannentaiga bleiben, auch sporadisch in den gemischten Wäldern der mandzhurischen Zone vor.

Der gemischte Charakter der Fauna des Ussurigebiets ist schon längst konstatiert worden, aber die entsprechenden Angaben bezogen sich nur auf die eigentliche mandzhurische Berg- und Talfauna. Uns interessiert aber hier nur diejenige Fauna, deren Biozönosen im Gebiete bedeutend nordwärts verschoben sind, während sie in den südlichen Teilen die Hochgebirgszone der Nadelwälder einnehmen. Es erweist sich, dass unter diesen Verhältnissen das Zusammenleben borealer und südlicher Formen noch paradoxaler hervortritt. Im Sichote-Alin leben in unmittelbarer Nachbarschaft der oben aufgezählten Arten[1], die als verhältnismässig südliche gelten können, solche Bewohner der Taiga von borealem Typus, wie *Boarmia ribeata* Clerck, *Bo. jubata* Thnb., *Bo. extinctaria* Ev., *Iodis putata* L., *Acidalia ternata* Schrank, *Macaria liturata* Cl., *Itame fulvaria* Vill. und viele andere. Nach Artenzahl übertreffen sie die ersteren. Die Anpassung vieler «südlichen» Arten im Ussurigebiet an unwirtlichere Bedingungen ist recht klar aus ihrer vertikalen Verbreitung ersichtlich. Wie schon oben bemerkt, nehmen sie hauptsächlich die Zone der Fichten- und Tannentaiga ein, die gemischten Wälder der manzhurischen Zone dagegen werden, einzelne sporadische Faune ausgenommen, von ihnen bestimmt gemieden. Eine andere Tatsache, die die ökologische Natur dieser Arten bestätigt, ist die Art ihrer Verbreitung in Sichote-Alin. So macht sich bei einer ganzen Reihe «südlicher» Arten, von denen folgende erwähnt seien: *Limentis eximia* Wkr., *Spilopera debilis* Btl., *Scionomia anomala* Btl., *Habrosyne dieckmanni* Graes., *Myrteta unio* Oberth., *Cidaria minna* Btl., *Boarmia angulifera* Btl., *Bo. amoenaria* Stg., *Photoscotosia atrostrigata* Brem. und einige andere, eine allmähliche Zunahme der Individuenzahl in der Richtung von den südlichen Ausläufern des Sichote-Alin nach Norden zu bemerkbar. Eine gewisse Anzahl dieser südlichen Arten ist von mir einstweilen in den mittleren Teilen des Sichote-Alin gesammelt worden (*Leucodrepana komarovi* Kurz, *Nossa palaearctica* Stg., *Kerata decipiens* Btl., *Boarmia* sp. n.). Die angeführten Tatsachen zeigen, dass diese Arten mit der mandzhurischen Fauna sehr wenig gemeinsames haben.

Was nun die systematische Stellung der hier behandelten Elemente anbetrifft, so zeigen die betreffenden Arten, wie schon früher bemerkt, nicht mit der manzhurischen Fauna genetische Zusammenhänge, sondern mit den Faunen mancher Länder, die gegenwärtig vom Ussurigebiet weit entfernt sind, wie z. B. Himalaya, Westchina und Japan. Illustrieren wir das durch einige Beispiele.

[1] Eine Ausnahme bilden einige endemische Arten (*Zanclognatha helialis* Stg., *Abraxas heringi* Kard., *Oporinia* sp. n., *Cidaria* sp. n.) die systematisch ihren borealen Gattungsgenossen näher stehen.

In der Nadelwaldzone des Sichote-Alin fliegen zwei Limenitisarten: *L. eximia* Molt. und *L. hommeyeri* Tancrée. Von den acht Arten dieser Gattung, die in den gemischten Wäldern der mandzhurischen Zone fliegen, steht keine einzige den ersten zwei Arten nahe, dagegen zeigen diese einen engen systematischen Zusammenhang mit Arten aus Zentral- und Westchina. Sie stellen nördliche Kopien for: die erste ist eine Kopie von *L. pratti* Leech., die zweite — eine Kopie ihrer geographischen Rasse — *L. h. venata* Leech. Die von mir 1934 im mittleren Sichote-Alin entdeckte neue Art der Gattung *Boarmia* zeigt zu keiner der zahlreichen Arten dieser Gattung in der mandzhurischen Zone morphologische Beziehungen, sondern steht systematisch der westchinesischen Art *B. leuricularia* Leech. nahe. Der schöne, tropisch anmutende Spanner *Eustroma inextricata* Wkr., der im Sichote-Alin nur die Fichten- und Tannenwälder bevölkert zeigt keinerlei morphologische Unterschiede von Exemplaren aus dem Gebirge Nordjapans und vom Himalaya. Die von mir beschriebene neue Art der Gattung *Leucodrepana* — *L. komarovi* Kurz aus den Nadelwäldern im Quellgebiet des Flusses Kolumbe (mittlerer Sichote-Alin) zeigt intermediäre Merkmale im Vergleich mit seinen japanischen und südchinesischen Gattungsgenossen. Zudem wurde diese Gattung für die Ussuri-Fauna bisher nicht angeführt. Das Auffinden von *Scionomia anomala* Btl., einer Art, die bisher aus Nordjapan bekannt war und ihrer westchinesischen Rasse *S. a. nasuta* Pront. sehr nahe steht — in den Bergen des Ussurigebiets, zeigt, dass die Faunen der erstgenannten Länder nicht durch die mandzhurische Fauna, sondern durch die Gebirgszone der Fichten- und Tannenwälder des Sichote-Alin zusammenhängen. In der mandzhurischen Fauna sind bisher keine Arten dieser Gattung festgestellt. Die im Sichote-Alin endemische Gattung *Eurydoxa* vikariiert mit der ihr nahe stehenden indo-chinesischen Gattung *Cerace*. Die Zahl solcher Beispiele könnte noch bedeutend vermehrt werden, aber auch die aufgeführten zeigen zur Genüge, wie eng die genetischen Beziehungen zwischen der Nadelwaldfauna des Ussurigebiets und den Faunen von Himalaya, Westchina und Nordjapan sind.

Die Verbreitung, systematische Stellung und Ökologie der «südlichen» Arten in der Fauna der Taiga des Sichote-Alin erlaubt also nicht diese Arten zur mandzhurischen oder eigentlichen ussurischen, mehr wärmeliebenden, Fauna zu rechnen. In diesen Arten müssen wir einen besonderen Faunentyp erkennen, ein Element, das sich geographisch schon lange, und zwar unter anderen Lebensverhältnissen entwickelt hat. Ihr Weiterbestehen unter den gegenwärtigen Existenzbedingungen erklärt sich vor allem durch historische Ursachen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese Arten, in der Biozönose der Taiga des Ussurigebiets das höchste Alter haben.

Eine Bestätigung der soeben ausgedrückten Meinung erblicke ich vor allem in dem für diese Arten charakteristischen disjunktiven Typ

des Areals, und ferner in den Eigentümlichkeiten ihrer Ökologie. Wie schon oben bemerkt wurde, machen boreale Arten einen grossen Prozentsatz der Fauna der Taiga des Ussurigebiets aus. Dank einer Reihe von Arbeiten, die in der letzten Zeit erschienen sind, kann die Frage über die Herkunft des borealen Taiga-Elements in ihren Hauptzügen als gelöst angesehen werden. Fast alle Forscher (Stegmann, Tugarinov, Dahl) nehmen übereinstimmend an, dass das Gebiet, wo sich das boreale Element der Taiga-Biozönose entwickelt hat, in Nordostsibirien liegt, von wo aus diese Fauna sich in der Quarterzeit westwärts und südwärts in China und in Ussurigebiet ausbreiten konnte. Inbezug auf die hier behandelten Taiga-Elemente haben wir keinerlei Grund, sie aus Nordostsibirien herzuleiten. Ihr gegenwärtig gemeinsames Vorkommen mit den borealen Arten ist ein Resultat späterer Umwandlungen der Fauna Ostsibiriens. Ich bin der Ansicht, dass die gegenwärtige Ökologie der Taiga-Arten von chinesisch-himalayischem Geprage eher diejenige Kälteepoche in Ostsibirien wiederspiegelt, die der quartären Eiszeit voranging, und während welcher diese Elemente hier ohne Beimischung borealer Arten existierten.

Geologische Tatsachen zeigen (Krischtofovitsch) dass während der Tertiärperiode die Fauna und Flora Ostsibiriens sich unter den Verhältnissen eines gemässigten Klimas entwickelte, und dass es dort schon zu dieser Zeit Wälder mit abfallendem Laub gab. Ausserdem zeigen die Untersuchungen mancher Palaeobotaniker (Nathorst, Jokajama), dass die klimatischen Verhältnisse im Miocän Japana kühler waren als in gegenwärtiger Zeit. Letzteres ist eher eine Folge der Miocän - Glacialperiode, die von Palaeoklimatologen (Koeppen und Wegener) für Nordostsibirien konstatiert wird. Die gegenwärtige Verbreitung der hier behandelten Elemente und ihre Ökologie finden ihre Erklärung in den angeführten Tatsachen der Erdgeschichte.

Wir haben gewisse Ursachen, die Entstehung dieser Elemente mit der Zeit der Abkühlung in Nordostsibirien während des Miocäns zu synchronisieren. Im Sichote-Alin, wie auch in den anderen Gebirgsketten Südsibiriens, wurde zu dieser Zeit der Anfang zur Existenz der Taiga-Coenosen gelegt und zwar Coenosen, die von verhältnismässig südlichen und antochthonen Typen gebildet sind. Im Pliocän hatte die chinesisch-mandzhurische Fauna mit der Rückkehr der Wärme Möglichkeit sich nördlicher auszubreiten, über die Grenzen ihrer gegenwärtigen Verbreitung hinaus. Die uralte sibirische Fauna der Taiga dagegen konnte sich zu jener Zeit als Hochgebirgszone ausbilden. Die Quartäreiszeit, die eine bedeutende Verschiebung der borealen Coenosen nach Süden und einen Abstieg der Urfauna der Taiga in vertikaler Richtung bedingte, beförderte die Verschmelzung der zwei ökologisch ähnlichen aber genetisch einander fremden Faunen.

Was nun die diskontinuierlichen Artareale der Urfauna der Taiga

anbetrifft, so sind meiner Meinung nach, die Hebung Hochasiens am Ende des Tertiärs und die Entstehung der Wüsten und Steppen zu jener Zeit die die Ursachen davon. Die Coenosen der Wüsten- und Steppentransgression, die weit nach Norden vordrangen, konnten das anfänglich ununterbrochene Areal der uralten Taigafauna in ihr chinesisch-himalayisches und japanisch-ussurisches Verbreitungsgebiet teilen. Der Bruch zwischen den Faunen Nord-Japans und des Ussurigebiets fand bedeutend später, in der Quartärperiode, statt.

Es verdient erwähnt zu werden, dass eine Reihe Autoren (Stegmann, Shulpin, Martynov) die die Geographie der Fernen Ostens behandeln, ebenfalls in der Fauna der Taiga dieser Länder die Gegenwart sowohl borealer Arten, als auch solcher, die ich zur Urfauna der Taiga rechne, konstatieren. So rechnet B. K. Stegmann in seiner Arbeit über den Ursprung der ornithologischen Fauna der Taiga eine Reihe von Arten (*Muscicapa sibirica, Poliomias mugimaki, Reguloides proregulis* u. a.) zum südsibirischen Element; diese Arten geben nicht weit nach Norden, sondern sind gewöhnlich in Westchina, im Himalaya und in Nordjapan verbreitet. L. M. Shulpin gibt an, dass einige südliche Vogelarten (*Monticola gularis, Caprimulgus indicus jataca* u. a.) in Ostsibirien ökologisch mit dem Nadelwald zusammenhängen, nach ihrer Verbreitung dagegen die Konfiguration der Areale der hier behandelten Elemente wiederholen. In einer anderen Arbeit verweilt der letztgenannte Autor ebenfalls bei den südlichen Vogelarten (*Cinclus cinclus pallasi, Phylloscopus coronatus, Phoenicurus aurorens* u. a.), die für die Wälder der ochotischen Zone charakteristisch sind, und kommt zum Schluss, dass «die Biocönose des ochotischen Waldes die älteste, seit der Eiszeit wenig veränderte Nadelwald — Biozönose ist». A. V. Martynov behandelt in seiner interessanten Arbeit «Die ökologischen Grundlagen einer Zoogeographie der bentonischen Süsswassertiere» ausführlich die Entwicklungsgeschichte der Trichopterenfauna des Fernen Ostens seit der Tertiärperiode. Er führt eine Reihe zoogeographischer Tatsachen an, die überzeugend dartun, dass in der oberen Tertiärzeit in Ostsibirien keine Süsswasserfauna mit subtropischem «chinesischem» Gepräge existiert hat. Nach seiner Meinung waren Ostsibirien, Amurland, Nordjapan und die nordwestliche Teile Nordamerika's dasjenige Territorium, wo in der Tertiärzeit die Formierung und Differenzierung der kälteliebenden Familie *Limnophilidae* statt fand. Martynov stellte sich als erster unter den russischen Zoogeographen auf den Gesichtspunkt der Annahme einer Abkühlung in Ostsibirien im Miozän und ihrer Bedeutung für die Entwicklung der Fauna in den Ländern des Fernen Ostens.

Die angeführten Resultate der Erforschung anderer Tiergruppen bestätigen die von mir auseinandergesetzten Erwähnungen.

Akademie der Wissenschaften UdSSR.
Fernöstliche Filiale.

LITERATUR

[1] Dahl F., Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie, Bd. 1, 1921.
[2] Krischtofovitsch A. N., Geologische Übersicht der Länder des Fernen Osten, 1932 (russisch).
[3] Krischtofovitsch A. N., Grundzüge der Entwicklung der Tertiärflora Asiens, Nachr. d. Hauptbotanischen Garten, XXX, № 3—4, 1930 (russisch).
[4] Kurentzov A. I., Zur Frage über die Entstehung der Hochgebirgsfauna des Ussurigebiets, Compt. Rend. Acad. Sc. URSS (russisch).
[5] Kurentzov A. I., Leucodrepana komarovi sp. n. und ihre Bedeutung in der Fauna des Ussurigebiets, Nachrichtenbl. d. Fil. d. Akad. d. Wiss. im Fernen Osten, № 14, 1935.
[6] Matsumura S., A list of Moth collected on mt. Deisetsu, Insecta Matsumurana, vol. 1, № 2—4.
[7] Martynov A. V., Ökologische Richtlinien für Zoogeographie der bentonischen Süsswassertiere, Rev. zoolog. Russ., t. IX, livre 3 (russisch).
[8] Tugarinov A. I., Über die Herkunft der arktischen Fauna, Priroda, 1929, № 7—8 (russisch).
[9] Stegmann B. K., Die Herkunft der Palaearktischen Taiga-Vögel, Archiv für Naturgeschichte, Bd. 1, H. 3.
[10] Sternek J., Die Schmetterlinge der Stotznerischen Ausbeute Geometridae, Iris, XLII, 1928.
[11] Shulpin L. M., Über die Verbreitung von Cinclus pallasi pallasi Temm. im Ostsibirien, Bull. Acad. d. Wissen. URSS, 1931 (russisch).
[12] Shulpin L. M., Die Waldsteindrossel (Monticola gularis Sw.) Ostasiens, Jahrbuch d. Zool. Mus. d. Acad. Wiss. d. URSS, 1931, Bd. XXXII (russisch).

А. И. КУРЕНЦОВ. ЮЖНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФАУНЫ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ УССУРИЙСКОГО КРАЯ

РЕЗЮМЕ

Различие в строении поверхности Уссурийского края позволяет разделить его на две части: западную — более низменную, вдоль рек Уссури и Суйфуна, и восточную — возвышенную (отроги Сихотэ-Алиня).

Распределение флоры и фауны соответствует высоте местности. Предлагаемая работа касается фауны тайги. В связи с большим разнообразием и своеобразием растительности тайги и фауна ее чешуекрылых отличается своими особенностями как в отношении своего систематического состава, так и со стороны экологии и географического распространения.

Эта фауна состоит в основном из следующих элементов: 1) из транспалеарктических форм; 2) из восточно-сибирских; 3) из видов пространственно разобщенных и 4) из эндемических форм.

Настоящая работа охватывает две последние категории.

Виды пространственно разобщенные в свою очередь подразделяются на следующие группы:

1) Виды, которые, кроме горных частей Уссурийского края, встречаются также в Гималаях, в Западном Китае и Северной Японии.

2) Виды, которые по своему географическому распространению приближаются к первым, но, кроме того, встречаются и на о. Формоза.

3) Виды общие с Северной Японией, которые частично проникают в горные районы до середины Амура (Малый Хинган).

4) Виды, которые, кроме Северной Японии, спорадически распространены на Западе до Саянского хребта.

Первая группа эндемических форм экологически связана с зоной тайги и вне ее не наблюдается, вторая же группа эндемических форм спорадически встречается в смешанных лесах манчжурской зоны.

Смешанный характер фауны Уссурийского края известен уже давно.

В условиях Уссурийского края особенно явственно выступает сожительство северных и южных форм. На Сихотэ-Алине в непосредственном соседстве находятся вышеперечисленные виды, которые скорее можно считать более южными. Часть этих южных видов была собрана автором на Сихотэ-Алине.

Что касается систематики перечисленных элементов, то соответствующие виды, как это указано выше, находятся в генетической связи не с манчжурской фауной, но с фаунами многих стран, которые удалены от Уссурийского края на значительные расстояния, как, например, Гималаи, Западный Китай и Япония. Автор иллюстрирует это положение рядом примеров, из которых видна тесная генетическая связь между фауной тайги и фаунами Гималаев, Западного Китая и Северной Японии. Автор считает эти формы очень древними. Подтверждение этой мысли видим в характерном разъединении территории распространения и затем в особенностях их экологии. Как выше указано, северные виды составляют большой процент фауны уссурийской тайги. Автор считает, что их распространение относится к более поздней эпохе.

Геологические факты свидетельствуют, что в третичный период фауна и флора Восточной Сибири развивалась в условиях умеренного климата. С другой стороны, данные палеоботаников показывают, что в миоцене климатические условия Японии были холоднее, чем в настоящее время.

В плиоцене, с возвратом тепла, китайско-манчжурская фауна получила возможность распространиться на север за пределы ее нынешнего нахождения. Древняя же сибирская фауна тайги в то время могла образоваться в виде животного населения высокогорной зоны.

В четвертичный период произошло перемещение северных форм на юг.

Прерывистость в распределении древней фауны тайги произошла в третичном периоде. Ряд авторов, разрабатывавших вопросы географии Дальнего Востока, также отмечают в фауне тайги нахождение как северных видов, так и таких, которые относятся к древнейшей ее фауне.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. К. КЛУМОВ

НОВЫЕ ФОРМЫ БЕЛУХИ [1]

I. Южно-беломорская форма белухи [2]

(*Представлено академиком* С. А. Зерновым)

Автор на основании своих пятилетних исследований биологии белухи считает, что существует не одна, а две популяции белухи — атлантическая, описанная Палласом, и другая, тихоокеанская, причем обе распространены амфибореально, а не циркумполярно.

Работая пять лет над изучением биологии белухи Дальнего Востока и Европейско-Азиатского Севера, я пришел к заключению, что описываемый вид, распространенный амфибореально (1), а не циркумполярно, как это думали до сего времени, образует две основные популяции.

Белуха, описанная Палласом (6), из Обской губы является представителем атлантической популяции. Ареал ее обитания представляется следующим образом: север Атлантического океана (включая Гудзонов залив, Дэвисов пролив, Баффиново море), западная и средняя части Северного Полярного моря, включая сюда Баренцово, Белое, Печерское, Карское моря и море бр. Лаптевых.

Вторая популяция, имеющая центром местообитания Тихий океан и названная мною тихоокеанской, занимает следующий ареал: север Японского моря, где она, возможно, зимует (3), Охотское море, север Тихого океана, Берингово море, Берингов пролив и Чукотское море.

Атлантическая популяция распространена на восток до Новосибирских островов, что и является крайней восточной границей ее обитания. Тихоокеанская популяция проходит на запад до района м. Шмидта — о. Врангеля (т. е. до пр. де-Лонга). Как редчайшее

[1] Редакция считает что описываемым автором новым формам белухи нельзя придавать самостоятельного видового значения, а более целесообразно рассматривать ее как географическую расу или подвид.

[2] Сообщение С. К. Клумова.

исключение отдельные экземпляры зверя не ежегодно наблюдаются в устье р. Колымы. Таким образом почти весь бассейн Восточно-Сибирского моря белухой не обитается. Отсюда следует, что белуха тихоокеанская не соприкасается с белухой атлантической и что никакой взаимосвязи между ними не существует.

О распространении белухи по арктическому побережью Америки данных не имеется. Но, в силу тяжелых ледовых условий этого побережья, надо думать, что и там не происходит перекрытия ареалов указанных популяций.

Разорванность ареалов описываемых популяций навела меня на мысль о систематическом различии их. Проведенное мною сравнение тихоокеанской белухи с типичной, т. е. обитающей в Карском море, показало, что между ними имеется ряд морфологических и биологических отличий; это позволило мне совместно с И. И. Барабашем выделить тихоокеанскую (вернее, охотскую) белуху в самостоятельную таксономическую единицу видового порядка.

Изучение беломорской белухи, проводимое мною в течение трех последних лет, побудило меня выделить и ее в самостоятельную форму вследствие целого ряда отличий как от типичной, так и от охотской.

Описание белухи, таблица и график составлены мною на основании просмотренных, промеренных и вскрытых мною и частично наблюдателями Беломорской экспедиции ВНИРО, которой я руководил, 310 экземпляров охотской белухи (о. Сахалин) и 190 экземпляров южно-беломорской белухи (Двинский залив, Онежский залив). Материалы по белухе Обской губы получены мною от наблюдателя Экспедиции ВНИРО М. Ф. Зайкова (просмотрено около 300 экз.) и от наблюдателя Экспедиции ВНИРО т. Духовного (159 экз.).

В основу настоящей работы положены внешние морфологические данные, а также данные по биологии зверя. Отсутствие краниологического материала не является большим пробелом в работе, так как, с моей точки зрения, приведенные ниже морфологические отличия решают вопрос о самостоятельности беломорской белухи с достаточной убедительностью [1].

Мне кажется, что при изучении крупных *Cetacea* основным материалом для определения их таксономического положения будут

[1] Необходимо указать, что несколько месяцев спустя после того, как эта работа была мною совершенно закончена, И. И. Барабашем был произведен анализ собранного мною краниологического материала по южно-беломорской белухе в количестве 12 черепов. Изучение этого материала показало ясное отличие указанной формы от охотской и типичной, подтвердив, таким образом, несомненность моих выводов, сделанных на основе только морфологических и биологических данных, и доказав убедительность и полную возможность практического применения выдвигаемого мною метода.

Таблица 1

Средние размеры[1] типичной, охотской и южно-беломорской белухи

Возрастные группы	Охотская	Карская	Южно-беломорская
	среднее для ♂ и ♀ (в см)	среднее для ♂ и ♀ (в см)	среднее для ♂ и ♀ (в см)
Сосунки	222	182	166.2
Серые	320.8	279	257.4
Голубые	381.5	362	279.6
Белые	445	396	312.6

Средние выведены: для охотской белухи из промеров 310 экз., для беломорской из промеров 190 экз., для карской около 300 экз.

особенности телосложения, окраска, размеры животных и пр., словом морфологические данные, а также в равной степени их биология и географическое распространение. Краниометрия, в связи с трудностью, а подчас и полной невозможностью получения больших серий черепов, безусловно должна будет отойти на второй план, и во всяком случае она не будет иметь решающего значения (например, при изучении настоящих китов, кашалота и пр.). Я не хочу этим сказать, что краниометрия, как метод изучения китообразных, должна быть совершенно отвергнута. Такое понимание будет, конечно, неправильным.

I. Южно-беломорская белуха — *Delphinapterus Freimani* sp. n.

Ареал: Двинский, Онежский и Кандалакский заливы Белого моря летом, с выходом на зимовку в южную часть Баренцова моря. Локализация описываемого вида в зимний период времени в Баренцовом море еще не изучена.

Типописания: Белуха № 6, ♀, добытая на промысле Ягры (Двинский залив). Череп хранится в коллекциях Лаборатории морских млекопитающих ВНИРО под № 6, ad. от 22/VII 1934 г.

Южно-беломорская белуха отличается от типичной и тихоокеанской следующими признаками:

1. Наименьшими размерами из всех известных нам форм, образуя «карликовую» популяцию (см. табл. 1 и фиг. 2).

2. Некоторой ослабленностью окраски против типичной формы на ранних возрастных стадиях (сосунки, «серые», «голубые»).

[1] Измерения брались от конца морды до развилки хвоста по брюху (зоологическая длина).

3. Относительно большей «горбатостью», чем остальные формы, и меньшей вытянутостью (фиг. 1) [1].

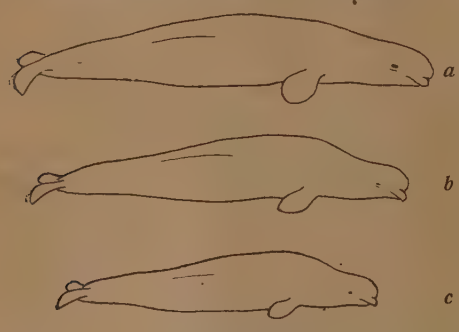
4. Экологически и биологически (различие в питании, сроках щенки, спаривания и пр.).

Обособление описываемого вида от типичной формы относится к послеледниковому периоду.

Летние ареалы типичной белухи и южно-беломорской частично перекрываются, что показано на прилагаемой схеме (фиг. 3).

Возникновение описываемого вида рисуется следующим образом.

Как известно, вся беломорская фауна — послеледникового происхождения. Во время последнего оледенения беломорская впадина была заполнена льдом (9). По мере таяния льда котловина постепенно наполнялась пресной водой и лишь несколько позднее, при опускании суши и проникновении сюда океанских полярных вод, началось осолонение бассейна. Повидимому, в этот период в Иольдиево море проникли представители арктической фауны (2). Вероятно, к этому же периоду времени относится и начало обособления описываемого вида, попадание которого в Иольдиев бассейн произошло вместе с другими представителями животного мира Арктики. После проникновения в Иольдиево море арктической фауны началось «поднятие фенно-скандинавского массива, сокращение площади Иольдиева моря, которое в области Белого моря сделалось более мелководным» (2), и, вероятно, разобщение Иольдиева бассейна с полярным. Насколько длительна была эта изоляция, сказать трудно, так как «этот период никем до сих пор не освещен» (2). В период изоляции Иольдиева моря зимовка белухи протекала, повидимому, в полыньях этого, тогда небольшого, замкнутого бассейна, вероятно, сплошь покрывавшегося льдом в зимний период времени. Надо сказать, что и в настоящее время некоторая, небольшая часть популяции беломорской белухи круглый год связана с бассейном Белого моря, оставаясь зимовать в Кандалакском заливе в связи с особенностями его ледового режима (5).



Фиг. 1. *a* — охотская белуха, *b*)—карская (типичная) белуха, *c* — южно-беломорская белуха

[1] Следует подчеркнуть, что и здесь мы встречаемся с индивидуальной изменчивостью животных; отдельные особи охотской белухи будут относительно более «горбатыми», чем беломорские, но в среднем указываемое различие хорошо заметно.

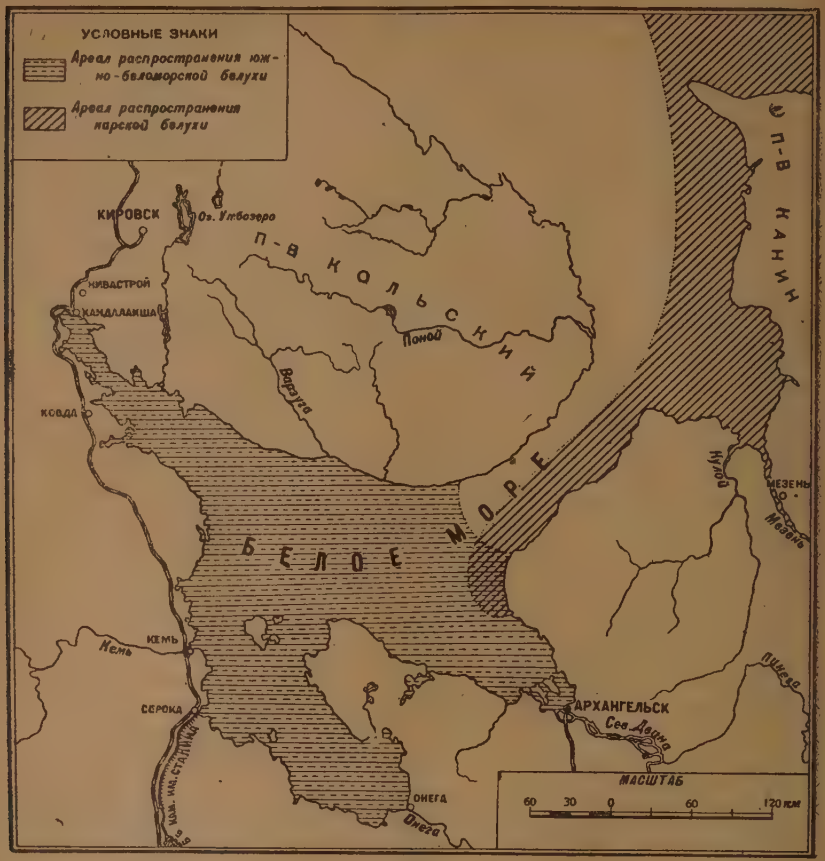
D. Freimani не является единственной эндемичной формой Белого моря. Ее биологическими аналогами можно считать: *Lucernosa saint-hilairei* (Coelenterata), *Lyonsia schimkewitschi* (Lamellibranchiata), *Lycodes maris-albi*, *Icelus bicornis derjugini* (Pisces). В Белом море, вместе с D. Freimani, эти формы являются реликтовыми. Ближайшие родичи указанных эндемиков Белого моря связаны с районом обитания типичной формы белухи — *D. leucas* (Pall.), что дает нам право говорить об одновременном проникновении и обособлении беломорской белухи, вместе с другими представителями арктической фауны, в Иольдиев бассейн.

Фиг. 2

При сравнении летнего распределения белухи в Белом море бросается в глаза территориальное обособление пастбищ типичной формы, доходящей на юг не дальше района Зимнегорского маяка (фиг. 3), и южно-беломорской, пастбища которой располагаются в основном в Двинском и Онежском заливах, совпадая с историческими, гидрологическими и биологическими границами Белого моря. Видовая обособленность D. Freimani в современный период объясняется тем, что места ее спаривания и щенки находятся на юге Белого моря, куда типичная форма не проникает; к тому же характер спаривания указанных видов (в смысле сроков) различен, падая у южно-беломорской белухи на короткий период времени — май — июнь, а у типичной растягиваясь с апреля до сентября.

Отличны также и основные кормовые объекты: у беломорской белухи в летний период времени ведущими объектами являются сельдь и мойва (пелагические), а у типичной, подходящей к берегам Канина,— навага и камбалы (донные).

Выход описываемого вида на зимовку из бассейна Белого моря в Баренцово надо считать явлением вторичного порядка вследствие изменения ледового режима Белого моря, после образования окончательной связи его с Баренцовым, и происшедших изменений климата.



Фиг. 3

Описываемую форму называю *Delphinapterus Freimani* sp. n. в честь руководителя Лаборатории морских млекопитающих ВНИРО С. Ю. Фреймана, одного из пионеров в области серьезной постановки научно-промысловых исследований морских млекопитающих нашего Союза и, в частности, Белого моря.

II. Охотская белуха — *Delphinapterus Dorofeevi* sp. n.[1]

Ареал: север Японского моря, Татарский пролив, Сахалинский залив, Охотское море. Дальнейшее распространение этого вида к северу не прослежено.

Typus: череп № S — 5504, ad., Сахалинский залив, 28/VIII 1929 (Зоологический музей I МГУ).

Paratypus: 6 черепов из Охотского моря (Зоологический музей I МГУ).

[1] Сообщения С. К. Клумова и И. И. Барабаша.

Выделение описываемой ниже формы в особый вид основывается на сравнительном изучении биологии, морфологии (С. К. Клумов) и краниологии (И. И. Барабаш) белухи Охотского моря.

Материалом послужили биологические и морфологические данные, взятые от 310 животных различных возрастных групп, на промысле Люги (западное побережье северного Сахалина) и 7 черепов

Фиг. 4. Крупные половозрелые самцы белухи

(6 взрослых и 1 молодого), происходящих оттуда же,— из коллекций Зоологического музея I МГУ, сборов Стаханова, Бромлея и Батурина [1].

Морфологически D. Dorofeevi отличается от типичной белухи, описанной Палласом, из Обской губы ([6]) следующими признаками [2]:

1. Более крупными средними размерами для каждой из четырех возрастных групп [3], что является одним из характерных признаков (табл. 1 и фиг. 2).

2. Сглаженностью или почти полным отсутствием «гребня» — рудимента спинного плавника на задней части спины, против резко

[1] Право использования этих черепов было предоставлено нам при любезном содействии В. Г. Гептнера, которому считаем долгом выразить здесь нашу глубокую признательность.

[2] Составлено С. К. Клумовым.

[3] Как известно, белуха в течение своей жизни изменяет свой цвет от темно-синего при рождении до чисто белого во взрослом состоянии. Дорофеев и Клумов ([4]) нашли возможным выделить четыре возрастно-цветовые группы: группу сосунков, т. е. приплода данного года рождения, группу второгодок — «серых» животных, группу третьегодок — «голубых» и группу белых — взрослых животных.

выраженного наличия этого гребня в виде кожистой складки у типичной белухи.

3. Значительно более интенсивной окраской двух молодых групп, начиная с новорожденных, против ослабленной окраски типичной белухи. Окраска новорожденных типичной белухи будет соответствовать средней между стандартами № 153 и 157, а новорожденных описываемого вида — стандарту № 154 ([8]).

Фиг. 5. Две головы охотской белухи (о. Сахалин)

4. Описываемый вид является более вытянутым, более «длинношеим» и менее «горбатым», чем типичная, что видно из схемы контуров зверей, нанесенных в масштабе друг к другу (фиг. 1). Сравнительное изучение черепов охотской белухи дает возможность составить следующий основной диагноз для краниологических признаков.

Фиг. 6. Взрослый экземпляр чистобелой окраски (о. Сахалин)

Череп описываемого вида по размерам сходен с таковым типичной белухи, но отличается от него более уплощенным верхним профилем, более широкой в основании ростральной частью и несколько меньшей высотой мозговой коробки. Отношение наибольшей высоты

черепа к наибольшей ширине, выраженное в процентах, равно 65.7—72.2, а в среднем 69.1 (у типичной формы то же отношение соответствует 69.5—79.2, а в среднем 73.2). Отношение ширины rostrum'а в основании к наибольшей ширине черепа равно 58.0—63.0, а в среднем 61.0 (у типичной формы 54.3—62.3, в среднем 58.7). Высота мозговой коробки составляет 54.5—60.5, в среднем 58.0 наибольшей ширины черепа (у типичной белухи от 56.5 до 65.0, в среднем 60.9). Ширина нижней челюсти в основании составляет 23.8—25.3, в среднем 24.6 ее длины (у типичной белухи 24.0—27.3, в среднем 26.1). По общему впечатлению череп более массивный, с прямым рылом, не образующим, как это нередко наблюдается у типичной формы, изогнутости вниз в основной или в средней его части.

Фиг. 7. Белуха на воде

При разорванности ареалов распространения типичной и тихоокеанской белухи мы считаем приведенные морфологические и краниологические отличия достаточными для выделения охотской белухи в самостоятельную систематическую группу видового порядка. О видовом систематическом значении описываемой белухи говорит и различие между ней и типичной формой на ранних возрастных стадиях (у форм подвидового значения ранние возрастные стадии неразличимы).

Более крупные размеры охотской формы белухи, в сравнении с типичной формой, стоят в полном соответствии с другими морскими млекопитающими и другими животными. То же мы видим у пацифических форм моржа, обыкновенного тюленя и пр.

В мировой литературе, посвященной китообразным, имеются в достаточной степени несовершенные описания нескольких форм белухи, которые, однако, представляют собой nomen nudum и по большей части относятся к белухе, обитающей у атлантического побережья Северной Америки ([7, 10]).

Описываемую форму белухи называем *Delphinapterus Dorofeevi* sp. n., именем ученого специалиста ВНИРО Сергея Васильевича Дорофеева, бывшего первым ее исследователем на Дальнем Востоке.

Всесоюзный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).
Москва.

ЛИТЕРАТУРА

1 Берг Л. С., Об амфибореальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии, Изв. Гос. геогр. о-ва, т. 66, вып. 1, 1934.
2 Дерюгин К. М., Фауна Белого моря и условия ее существования. Исследования морей СССР, вып. 7—8, 1928.
3 Дорофеев С. В. и Клумов С. К., Промысловая характеристика миграций белухи в районе о. Сахалина, Труды ВНИРО, т. III, 1935.
4 Дорофеев С. В. и Клумов С. К., К вопросу об определении возраста белухи и состава косяков, Труды ВНИРО, т. III, 1935.
5 Клумов С. К., Распределение белухи (Delphinapterus leucas) на Европейско-Азиатском Севере, Труды Полярной комиссии Акад. Наук, вып. 27, 1936.
6 Паллас П. С., Путешествие по разным провинциям Российского государства, ч. III, половина I, изд. Акад. Наук, 1778.
7 Cope E. D., Second contribution to a History of the Delphinidae, Proceed. of the Academy of natural sciences of Philadelphia, № 5, 1865.
8 Ostwald W., Die Farbenfibel, Leipzig, 1931.
9 Ramsay W., Über die Verbreitung von Nephelinsyenitgeschieben und die Ausbreitung des nordeuropäischen Inlandseises im nordischen Russland, Fennia, 33, №, 1912.
10 True F. W., A Review of the Family Delphinidae, Waschington, 1889.

S. K. KLUMOV. A NEW FORM OF BELUKHA

(*Delphinapterus Dorofeevi* sp. n.)

SUMMARY

On the basis of five years work, the author concludes that the amphiboreally distributed belukha or white whale (Nr. 1) forms two main populations — the Atlantic and the Pacific. The eastern boundary of the habitat of the Atlantic population is at the New Siberian Islands, while the western boundary is formed by the De Long Straits and Wrangel Island.

A comparison of the Pacific belukha with the typical (i. e., that from the Gulf of Ob, as described by Pallas) makes it possible to distinguish the former as an independent form, and this has been done by the author in collaboration with the scientific specialist, I. I. Barabash.

A study of the White Sea belukha has shown that it is a relict form, differing from the Pacific and type forms by several characteristics.

The Belukha of the Southern White Sea (*Delphinapterus Freimani* sp. n.).

Habitat: In summer, Dvina, Onega and Kandalaksha Bays, opening into the White Sea; in winter it hibernates in the southern parts of the Barents Sea.

Type description: Dvina Gulf — Yagry Islands.

The Belukha of the southern White Sea is distinguished from the other forms by the following characteristics: It has

1. Minimal average dimensions of all forms known to us.
2. Somewhat lighter colour as compared with the type belukha.
3. Relatively larger «hump» and lesser elongated.
4. Ecological and biological differences, e. g., in nutrition, time of whelping, mating season, etc.

This species originated in the post-glacial period when representatives of the Arctic fauna had penetrated into the White Sea; and after the connection with the Polar Sea had disappeared, as a result of the isolation of the basin, they became independent forms. The fact that the belukha goes to the Barents Sea in winter to hibernate must be regarded as a phenomenon of a secondary order, resulting from changes in the glacial regime of the White Sea after the final connection with the Barents Sea, as now existing, had been formed.

The Belukha of Okhotsk (*Delphinapterus Dorofeevi* sp. n.)

Habitat: The North of the Japan Sea, the Tatar Straits, the Bay of Sakhalin, the Sea of Okhotsk.

The type described: The Sakhalin island; skull № 8 — 5504 ad. The Zoological Museum of the Moscow University.

The form described is distinguished from the typical one by the following principal characteristics:

1. Maximum average dimensions of the zoological length of groups at all ages.
2. Almost complete absence of the rudiment of the dorsal fin.
3. A more vivid colouring of the coloured groups by ages beginning from the new-born animals.
4. Maximum elongation of the body and minimal «hump» (gibbosity).
5. A more massive and flattened skull than in the other types.
6. Greater breadth at the base of the rostral part.
7. Minor height of the cranium.

The difference between the form described and the typical form the Belukha of Okhotsk and the isolation of their habitats are of importance in regard to species systematizing.

The All-Union Research Institute for
Pisciculture and Oceanography (VNIRO).
Moscow.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. В. ЛУКИН

БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ УЛОВОВ ОСЕТРА В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ р. ВОЛГИ (ТАТАРСКАЯ РЕСПУБЛИКА)

Автор анализирует темп роста осетра из уловов в р. Волге, около г. Тетюши, и указывает на наличие двух рас: проходной и туводной.

Весною 1934 г., во время проведения кампании по искусственному разведению стерляди на нерестилище «Черемша»[1], нами было обнаружено большое скопление молоди осетра на левом берегу Волги против того участка, где проводились работы. Сведения об образе жизни осетра чрезвычайно скудны и отрывочны. Поэтому, в целях сбора данных по биологии этой рыбы, в течение всего лета 1934 г. были организованы наблюдения в пределах участка, прилегающего к нерестилищу. Результаты обработки собранного здесь материала приводятся в работах Т. В. Аристовской ([1,2]) и А. В. Лукина ([5]). В этих же работах дается детальное описание как самих участков так и методики сбора материала.

Анализ возрастного состава молоди по месяцам дал следующие результаты:

Таблица 1

Соотношение возрастов у молодых осетров по наблюдениям 1934 г.[2]

Месяц	Возрастная категория					Общее число
	I	II	III	IV	V	
Май	(12)	14	3	(2)	(2)	33
Июнь	(2)	11	3	(1)	(1)	18
Июль	(22)	20	8	(5)	(5)	60
Август	Наблюдения не производились					
Сентябрь	101	17	16	(7)	(3)	144
Октябрь	76	19	13	(4)	(1)	113
Всего	213	81	43	19	12	368

[1] Урочище «Черемша» расположено на правом берегу Волги, на 12 км ниже г. Тетюши.

[2] В скобках проставлены данные, которые мы считаем недостаточными для выяснения соотношения возрастов в уловах (см. текст).

По характеру сборов следует считать, что правильное соотношение возрастов мы имеем для двухлетних и трехлетних рыб, в то время как годовики представлены в нашем материале достаточно полно только в осенних пробах (сентябрь, октябрь). Сравнивая между собой частоту встречаемости в уловах первых трех возрастных категорий и выразив в процентах отношение каждой возрастной категории к более старой, мы можем установить изменение соотношений отдельных возрастных категорий.

Таблица 2

Соотношение отдельных возрастных категорий в уловах

Месяц	$\frac{\text{Годовики}}{\text{Двухлетки}}$ 100%	$\frac{\text{Двухлетки}}{\text{Трехлетки}}$ 100%
Май	—	467
Июнь	—	367
Июль	—	250
Август	—	—
Сентябрь	594	106
Октябрь	400	146
Среднее	497	—

Из табл. 2 мы видим, что осенью количество выловленных годовиков по отношению к двухлеткам очень близко к тому, что мы имеем для двухлеток и трехлеток в начале лета. (Необходимо при оценке этих данных учитывать также, что количество молоди по годам может вариировать.) К осени же величина отношения двухлеток к трехлеткам постепенно снижается. Такое снижение не может быть объяснено влиянием промысла, так как обе возрастные категории облавливаются в одинаковой степени интенсивно, и, следовательно, уменьшение двухлеток в уловах следует отнести за счет ската молоди. Таким образом мы пришли к заключению, что основная масса молоди осетра, по крайней мере в среднем течении Волги, скатывается в середине третьего года жизни.

Второе обстоятельство, которое удалось установить в результате анализа возрастного состава уловов,— частое попадание молодых осетров в возрасте от 3 до 10 лет, т. е. что часть осетра остается, повидимому, в р. Волге и не скатывается в море. Крупный осетр начинает встречаться в больших количествах с десятилетнего возраста. Обращает на себя внимание также то обстоятельство, что осетр, оставшийся в реке, отличается более замедленным темпом роста.

Для более детального анализа имеющегося материала по возрасту и темпу роста осетра все сборы Татарского отделения Института озерного и речного рыбного хозяйства (включая также и небольшой материал 1935 г.) были обработаны методом обратного

расчисления. Темп роста определялся по лучу грудного плавника по схеме, предложенной Н. Л. Чугуновым (9). Для того чтобы полученные результаты не внушали сомнений в правильности определения темпа роста, нами были использованы только те шлифы, которые давали совершенно ясную картину годовых колец. Из всего материала, имевшегося в нашем распоряжении по крупному осетру (202 экз.), удалось использовать только незначительную часть — 32% (65 экз.). Кроме того, были частично использованы также сборы и по молоди осетра.

Основным материалом в нашей работе служат данные обратного расчисления для крупных осетров. Непосредственные наблюдения над ростом молоди и результаты обратного расчисления для рыб в возрасте от 4 до 9 лет являются проверкой тех допущений, которые мы сделали в процессе анализа основного материала.

При составлении вариационных рядов, для определения темпа роста крупного осетра, нами была замечена резко выраженная двувершинность кривых распределения для всех возрастных категорий, за исключением первой (I) и последней (XV). Особенно ясно это было выражено для группы III (табл. 9), где наш ряд наиболее отчетливо делился на две части. Чтобы установить более точную границу (размер), по которой происходило разделение ряда, мы разбили имеющиеся данные для рыб абсолютной длины от 51.5 до 57.5 см на более мелкие классы, чем это было принято нами первоначально, взяв здесь классовый промежуток равным единице. Наиболее вероятной границей оказалась длина в 55 см, и в соответствии с этим мы разбили весь имеющийся у нас материал по темпу роста осетра промысловых размеров на две группы — быстро растущую и медленно растущую. В дальнейшем, однако, при анализе роста в последующие годы мы сочли более близким к действительности перенести несколько экземпляров из одной группы в другую. Весьма вероятно, что принятое рами деление не вполне точно (возможна некоторая ошибка при определении принадлежности рыбы к той или иной группе), но в общем картина роста для выделенных нами групп достаточно точно дает представление об этом моменте и, как увидим дальше, подтверждается рядом дополнительных данных.

Сравнивая между собой рост каждой группы, мы получаем следующие соотношения:

Таблица 3

Темп роста осетра

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
Быстро растущий . .	26.0	47.6	62.7	73.0	81.3	88.2	94.3	100.0	104.6	108.8	114.2	118.9	123.6	127.8	130.9
Медленно растущий .	19.2	32.4	42.7	50.5	57.3	64.3	70.5	76.5	80.6	86.1	90.4	94.4	96.7	101.3	105.2
Δ	6.8	15.2	20.0	22.5	24.0	23.9	23.8	23.5	24.0	22.7	23.8	24.5	26.9	26.5	25.7

Таким образом отмеченное нами различие в темпе роста осетра наиболее резко выражено в первые годы жизни. В дальнейшем, если имеет место некоторое отставание у рыб, отнесенных нами к группе медленно растущих, то очень небольшое по сравнению с данными для первых пяти лет. Это обстоятельство заставляет нас более тщательно подойти к биологическому объяснению отмеченного явления и выяснить, не сказывается ли здесь продолжительность пребывания молоди в реке (по литературным данным темп роста самцов и самок одинаков). Против такого предположения говорит уже наличие двувершинных кривых распределения, так как если бы мы имели дело с затянувшимся скатом молоди, то вероятнее всего наш материал дал бы одновершинную асимметричную кривую. Кроме того, как было отмечено выше, основная масса молоди скатывается в середине третьего года жизни, у нас же соотношение отдельных групп среди крупных рыб примерно одинаково. Однако более правильное представление в этом вопросе должен дать анализ темпа роста молодых осетров в р. Волге. Сравнивая между собой имеющиеся величины, мы получаем:

Таблица 4

Темп роста осетра
(по данным непосредственного наблюдения и обратного расчисления)

	I	II	III	IV	V
Быстро растущая группа	26.0	47.6	62.7	73.0	81.3
Непосредственное наблюдение	27.3	39.3	50.2	56.0	60.5
Темп роста осетров в возрасте от 4 до 9 лет	16.5	33.0	42.4	50.7	—
Медленно растущая группа	19.2	32.4	42.7	50.5	57.3

Примечание. Данные непосредственного наблюдения для первых трех возрастных групп получены путем вычисления средней из весенних сборов — за май (рыбы исследуемой возрастной категории) и осенних — за сентябрь, октябрь (рыбы, возрастная категория которых на единицу меньше исследуемой, но закончившие вегетационный период).

Для старших возрастных категорий соответственно использованы весенне-летние сборы (V, VI и VII) и осенние (IX, X) ввиду небольшого числа данных и более медленного роста в этом возрасте.

Для первого года жизни мы имеем почти полное совпадение наблюденных величин с данными расчисления для быстро растущей группы, что следует объяснить отбирающей способностью орудий лова (плавная сеть).

Для двухлеток средняя наблюдаемых величин занимает промежуточное положение по отношению к данным для быстро и медленно растущих рыб.

У трехлеток и четырехлеток хотя средняя из наблюденных величин и занимает промежуточное положение, но рассмотрение вариационных рядов (табл. 9) указывает, что все наблюденные размеры следует отнести исключительно к группе медленно растущих рыб и что в наших сборах отсутствуют левые элементы ряда (возможно, за счет недостаточного облова этих рыб и выбраковки части медленно растущих экземпляров при установлении возраста, вызвавших сомнение в правильности определения). Наблюденные размеры старших возрастов от 5 лет и выше очень близки к данным обратного расчисления для медленно растущей группы. Полное совпадение с данными обратного расчисления для медленно растущей группы дают также и результаты определения темпа роста у молодых осетров (в возрасте от 9 до 4 лет).

Таким образом мы видим, что уже в самой реке имеет место значительная разница в темпе роста у выделенных нами групп осетров, и, следовательно, она не может быть отнесена за счет продолжительности пребывания рыбы в реке. Возможно, что в нижних участках Волги, где мы имеем более продолжительный вегетационный период, молодь осетра растет несколько быстрее, и этим объясняется наличие среди быстро растущей группы известного количества особей более крупных размеров, чем это нам удалось наблюдать у г. Тетюши (последнее может быть также отнесено за счет самого метода обратного расчисления, который в принципе должен давать достаточно точные результаты только для средних величин), однако наличие двувершинных кривых не может быть объяснено этим обстоятельством.

Кроме перечисленного, нами было произведено расчисление темпа роста двухлеток с целью более точного определения размеров, достигаемых осетром в первый год жизни: и здесь довольно резко выражена двувершинность кривой. Примерная граница между медленно и быстро растущей группами равна 23.5 см. Быстро растущая группа составляет в нашей пробе 31%, что вполне понятно, так как к моменту сбора уже начался скат молоди.

Таблица 5

Темп роста осетра за первый год жизни по данным обратного расчисления для двухлеток

Длина абс. в см	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
VI—VII 1934 г. . . .	1	—	2	4	4	4	3	3	1	1	3	2	2	2
VI 1935 г.														
	22 (69%)										10 (31%)			
M	—	—	—	19.5			—	—	—	—	26.1			—

Все перечисленные факты позволяют нам сделать заключение, что даже в однородных условиях (река) наблюдается расхождение в темпе роста у двух отмеченных нами групп осетра, и поэтому мы считаем правильным рассматривать их как расы, а не как морфы. Интересно отметить, что и у стерляди нам удалось установить также наличие двух рас — быстро и медленно растущей ([6]), которые, по всей вероятности, могут быть отнесены к озимой и яровой расам Л. С. Берга ([4]).

Большой интерес представляет сравнение темпа роста осетра Средней Волги с соответствующими данными для моря. К сожалению, имеющийся в этом отношении материал очень беден, и мы смогли использовать только работу В. В. Петрова ([7]), в которой приводится возрастный состав и темп роста дагестанского осетра. Сравнивая с нашими данными, мы видим, что рост быстро растущей группы очень близок с данными Петрова.

Таблица 6

Сравнение темпа роста осетра из уловов Средней Волги и Каспийского моря

Возрастная группа	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV
Дагестанский осетр . .	28	42	55	66	76	84	92	99	107	112	117	124	128	131	136
Волга. Быстро раст. . .	26	48	63	73	81	88	94	100	105	109	114	119	124	128	131
Волга. Медленно раст. .	19	32	43	51	57	64	71	77	81	86	90	94	97	101	105

Таким образом можно сделать предположение, что медленно растущая раса в основной своей массе остается в течение всей своей жизни в реке[1]. Необходимо отметить, что по данным наблюдательных пунктов, приводимых в работе В. В. Петрова, в некоторых участках моря встречаются также в небольшом количестве молодые осетрики, которые по своему темпу роста очень близки к медленно растущей расе. Возможно, что так же, как и стерлядь ([3]), некоторое количество этой рыбы спускается в море и населяет, по всей вероятности, предъустьевые участки рек.

Для определения удельного веса отдельных рас осетра в промысловых уловах в р. Волге, около г. Тетюши, мы применили метод относительных отклонений ([6]), составив для каждой возрастной группы вариационный ряд, в котором наблюденные размеры были выражены в процентах от средней арифметической (табл. 7). Этим путем нам удалось довольно хорошо разбить весь имеющийся материал

[1] Летом 1934 г. при облове запора «Чертык» (затон на левом берегу Волги, около г. Тетюши) было поймано несколько годовиков и один более взрослый осетрик, у которых рыло оказалось раздвоенным. Это обстоятельство указывает также, что медленно растущая раса не скатывается в море и не совершает больших миграций в самой реке.

Таблица 7

Распределение в уловах осетра в процентах от М

Возрастная категория	М	Наблюденные размеры в процентах от М																n
		67.5—70.5	70.5—73.5	73.5—76.5	76.5—79.5	79.5—82.5	82.5—85.5	85.5—88.5	88.5—91.5	91.5—94.5	94.5—97.5	97.5—100.5	100.5—103.5	103.5—106.5	106.5—109.5	109.5—112.5	112.5—115.5	
X	108.8	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—	4
XI	114.2	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2	—	2	—	—	—	—	6
XII	118.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	3
XIII	123.6	—	—	1	—	—	—	—	2	—	1	—	1	1	—	—	—	6
XIV	127.8	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	1	—	—	4
XV	130.9	—	—	—	—	—	1	2	2	1	1	1	1	—	2	1	—	12
XVI	(134.4)	—	—	—	1	—	1	—	1	—	1	2	1	1	—	1	—	9
XVII	(137.9)	1	—	—	—	—	1	2	2	1	1	2	1	—	1	—	—	12
XVIII	(141.4)	—	—	—	—	—	1	3	2	—	—	—	—	1	—	—	—	7
XIX	(144.9)	—	—	—	—	1	1	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	4
XX . . .	(147.4)	—	—	—	—	1	3	2	1	—	1	2	—	—	—	1	—	11
XXI	(151.9)	—	—	—	1	2	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—	—	9
XXII	(155.4)	—	—	—	—	1	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	6
XXIII	(158.9)	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	—	—	—	4
XXIV	(162.4)	—	—	—	—	—	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	4
XXV	(165.9)	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
	—	1	—	1	2	5	13	18	13	5	11	9	7	7	6	3	1	—

Таблица 8

Возрастный состав осетра в уловах в р. Волге, около г. Тетюши ТССР (сборы 1931, 1934 и 1935 гг.)

Возраст \ Длина	90.5—95.5	95.5—100.5	100.5—105.5	105.5—110.5	110.5—115.5	115.5—120.5	120.5—125.5	125.5—130.5	130.5—135.5	135.5—140.5	140.5—145.5	145.5—150.5	150.5—155.5	155.5—160.5	160.5—165.5	165.5—170.5	170.5—175.5
X	—	2	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
XI	—	2	—	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
XII	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
XIII	1	—	—	1	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
XIV	—	—	—	—	—	1	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
XV	—	—	—	1	2	3	—	2	1	—	3	—	—	—	—	—	—
XVI	—	—	1	—	1	1	—	1	2	1	1	1	—	—	—	—	—
XVII	1	—	—	—	—	2	3	1	2	1	1	1	—	—	—	—	—
XVIII	—	—	—	—	—	1	3	2	—	—	—	1	—	—	—	—	—
XIX	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—
XX	—	—	—	—	—	1	3	2	1	—	2	1	—	—	1	—	—
XXI	—	—	—	—	—	1	2	1	1	1	2	1	—	—	—	—	—
XXII	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	1	—	—	—	—	—	1
XXIII	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	1	—
XXIV	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	1	—	—	—	—
XXV	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
XXVI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—
XXVII	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
XXVIII	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
XXIX	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
XXX	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
XXXI	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
XXXII	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
XXXIII	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
XXXIV	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
XXXV	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
XXXVI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	2	4	1	3	8	16	13	17	10	11	12	6	3	1	3	2	2

в нужном для нас направлении. (Для первых шести возрастных групп в табл. 7 взяты наши данные.) Средние величины для остальных получены путем прибавления к 130.9 см (средняя длина возрастной группы XV) среднего годового прироста, вычисленного по данным непосредственного наблюдения (Петров В. В., стр. 202) — 3.5 см. (Взяты разницы в размерах 13—23, 14—24, 15—25, 16—26, 17—27 — летних рыб и по ним определен средний годовой прирост.)

Из табл. 7 мы видим, что быстро растущая раса представлена в основной массе более молодыми особями, чем медленно растущая.

На основании табл. 7 и 8 определяем, что в промысловых уловах оказалось 65 представителей медленно растущей расы и 49 быстро растущей. Соответствующие проценты будут: 57% и 43%. Учитывая, что более мелкие осетры часто используются для личного употребления, можно признать, что в действительности медленно растущая раса встречается несколько чаще.

Таблица 9

3-й год роста

	30.5—33.5	33.5—36.5	36.5—39.5	39.5—42.5	42.5—45.5	45.5—48.5	48.5—51.5	51.5—54.5	54.5—57.5	57.5—60.5	60.5—63.5	63.5—66.5	66.5—69.5	69.5—72.5	72.5—75.5	75.5—78.5	78.5—81.5	n	M
Рыбы от 4 до 9 лет .	—	5	5	5	7	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	42.4
Крупные. Медленно растущая раса . .	2	3	6	6	7	6	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36	42.7
Наблюденные размеры двухлетки (IX, X); трехлетки (V)	—	—	—	1	4	9	12	6	5	2	—	—	—	—	—	—	—	39	50.2
Крупные. Быстро растущая раса . . .	—	—	—	—	1	—	1	—	3	7	8	8	5	1	1	—	1	36	62.7

Мы имели наблюденный размер двухлеток равным 39.3 см абсолютной длины, средняя же длина для отдельных рас равна соответственно 47.6 и 32.4 см. Таким образом мы должны иметь в уловах 45% быстро растущих и 55% медленно растущих осетров. Эти данные очень близки к тем соотношениям, которые были нами установлены для взрослых осетров, и указывают на то, что или нерест у представителей обеих рас происходит через одинаковый промежуток времени, или, если допустить, что медленно растущая раса является в то же время и яровой, что проходной осетр не задерживается дольше одного лета в реке и скатывается затем в море.

Необходимо отметить, что на основании анализа возрастного состава амурского осетра А. Н. Пробатов ([8]) приходит также к заключению, что в Амуре встречается жилой осетр. Весьма вероятно,

судя по тем данным, которые приводит Берг ([3]) для р. Урала, и здесь встречается туводная форма осетра.

Государственный университет.
Казань.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Аристовская Т. В., Роль отдельных групп хирономид в питании стерляди и молоди осетра. Печатается в Ученых записках Казанского гос. ун-та.
[2] Аристовская Т. В., Гидробиологическая характеристика Тетюшского нерестилища «Черемша» и его значение в питании стерляди и молоди осетра. Печатается в Ученых записках Казанского гос. ун-та.
[3] Берг Л. С., Фауна России. Рыбы, 1, 1911.
[4] Берг Л. С., Яровые и озимые расы у проходных рыб, Изв. Академии Наук СССР, Отд. математ. и естеств. наук, 1934.
[5] Лукин А. В., Некоторые данные о биологии русского осетра в связи с вопросом об организации охраны молоди ценных промысловых рыб, Соц. хозяйство Татарстана, № 7—8, 1934.
[6] Лукин А. В., Наблюдения над биологией стерляди на Тетюшском нерестилище «Черемша» летом 1934 г. Рукопись Т/О ВНИОРХ, 1934.
[7] Петров В. В., Материалы по изучению роста и возраста каспийских осетров, Изв. отд. прикл. ихтиолог. и научн. пром. исследов., т. VI, вып. 2.
[8] Пробатов А. Н., Исследование осетровых на Амуре, Рыбное хозяйство Дальнего Востока, № 5—6, 1930.
[9] Чугунов Н. Л., Определение возраста и темпа роста рыб по костям, Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб, 1926.

A. W. LUKIN. BIOLOGISCHE ANALYSE DER STÖRENFÄNGE IM MITTLEREN WOLGALAUF (TATARENREPUBLIK)

ZUSAMMENFASSUNG

Die Analyse des Wachstumstempos der Störe aus den Fängen in der Wolga bei Tetjüschi (Tatarenrepublik) weist auf das Vorhandensein von zwei Rassen hin: der einen, die sich nur eine Zeitlang in der Wolga aufhält und dann wieder ins Meer zurückschwimmt, und der anderen, die ständig da lebt.

Der Stör der zweiten Rasse wächst langsamer, als derjenige der ersten.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ИМШЕНЕЦКИЙ и Е. С. НАЗАРОВА

О ДЕЙСТВИИ УЛЬТРАКОРОТКИХ ВОЛН НА ГРИБЫ, РАЗРУШАЮЩИЕ ДРЕВЕСИНУ (*MERULIUS LACRYMANS SCHUM.* и *PORIA VAPORARIA* Pers.)

(*Представлено академиком* Г. А. Надсоном)

Из различных физических факторов, действующих бактерицидно, ультракороткие волны (УКВ) наименее изучены. Наши исследования имели своей целью выяснить возможность летального действия УКВ на грибы, разрушающие древесину.

Произведенные опыты показали, что облучение культур грибов *Merulius lacrymans* Schum. и *Poria vaporaria* Pers. на 500 V установке убивает их в течение 45—60 мин. Стерилизующее действие УКВ сохраняется при прохождении лучей через деревянный фильтр. Выяснялось также влияние различных условий облучения (длина волны, возраст культур и т. д.) на интенсивность действия УКВ.

Дальнейшая работа в этой области является желательной, так как она позволит разработать методы стерилизации древесины с помощью УКВ.

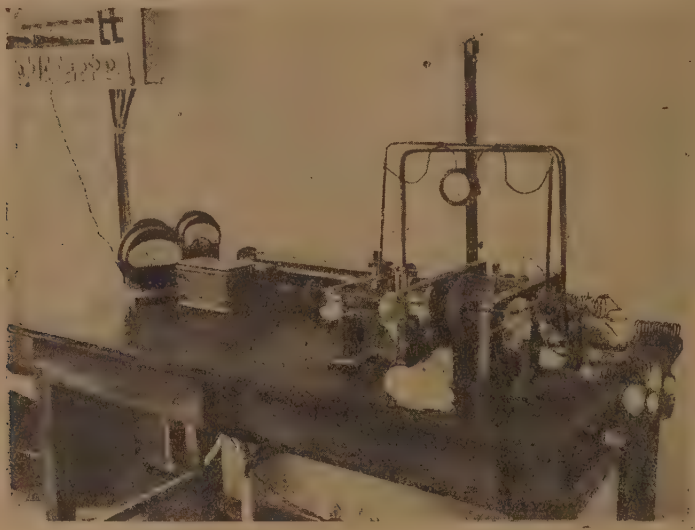
Экспериментальное изучение влияния токов высокой частоты на биологические объекты дало ряд фактов, представляющих интерес для биологии, сельского хозяйства и медицины. Среди этих наблюдений способность УКВ вызывать гибель одноклеточных и многоклеточных организмов приобретает особенное значение, так как она намечает новые методы борьбы с микроорганизмами и насекомыми. В этом направлении работа уже ведется, и в ряде исследований выяснилось бактерицидное действие УКВ на патогенные бактерии (Либезни и Вертхейм, Шлифаке, Голышева и Линникова, Ойвин и др.) и насекомых (Евреинов, Флоров). Вопрос о биологическом действии УКВ на грибы разработан мало. Указания на стимуляцию или угнетение развития грибов можно найти в работах Голышевой и Либезни и Вертхейма. Предпринятые нами исследования имели своей целью выяснить:

1) возможно ли летальное действие УКВ на грибы, разрушающие древесину (*Merulius lacrymans* и *Poria vaporaria*); 2) как влияют различные условия опыта — длина волны, количество, влажность и упаковка облучаемого материала, возраст культур и некоторые другие моменты, на стерилизующее действие УКВ.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Аппаратура. Опыты были проведены с 500 V установкой, монтировка которой была осуществлена инж. Г. А. Элинек по венской модели. Общий вид этой установки изображен на фигуре.

Основные данные, характеризующие эту установку, были следующие. Тип генераторной лампы WK 500, напряжение на аноде 3000 V, сила тока на аноде колебалась от 20 до 48 mA, напряжение накала 17 V.



Общий вид ультракоротковолновой установки

Мощность поля измерялась показаниями амперметра, приключенного шунтом к контуру, и мощность поля определялась в средней ручке конденсатора показаниями солевого эталона (0.1 *N* раствор буферной смеси фосфатов). Сила тока в колебательном контуре изменялась от 4.2—4.8 А. Облучение производилось между двумя раздвижными медными конденсаторами. Мощность равнялась $504 \cdot 10^8$ эргов. Измерение силы тока в колебательном контуре весьма существенно, так как оно дает возможность в течение всего времени экспозиции следить за состоянием самого контура. По наблюдениям заведующего Лабораторией Ульянова и нашим в самом колебательном контуре могут происходить перераспределения напряжения и мощности поля. Однако об этом распределении возможно судить по показаниям эталона и его корректировать.

Облучение культур грибов производилось преимущественно при длине волны 4.5 м; в части опытов длина волны равнялась 8 м. Продолжительность экспозиции была различной: от 1 до 92 мин. Все приведенные выше данные об условиях облучения относятся к 500 V

установке. В начале наших исследований, когда монтировка последней еще не была закончена, некоторое количество опытов было проведено с 50 V установкой при следующих показателях: накал лампы 11.75 V, мощность поля 3.5 A, длина волны 3.4 м, экспозиция от 5 до 120 мин.

Облучаемый материал. Изучалось влияние УКВ на чистые культуры грибов *Merulius lacrymans* Schum. и *Poria vaporaria* Pers. Исследования с первым организмом были проведены Назаровой, со вторым — Имшенецким. Выращивание грибов производилось на среде Флерова и Попова следующего состава: воздушно-сухой почвы 50 г, древесных опилок 20 г и водопроводной воды 42 см³ (60%). В колбы Эрленмейера, вместимостью в 250 см³, на дно насыпалась почва и покрывалась равномерным слоем сосновых опилок. После добавления воды колбы стерилизовались при 120° в течение 30 мин. Иногда для посевов применялся агар с мальц-экстрактом (воды 100.0, мальц-экстракта 10.0, пептона 25.0, агара 20.0).

Облучению подвергались опилки, проросшие грибами и взятые из культур различного возраста, от 8 дней до 6 месяцев. Этот материал заворачивался в стерильные бумажные пакетики и переносился в чашки Петри или бюксы, а затем помещался в поле действия УКВ. Облучались также культуры в колбах Эрленмейера на среде Флерова и Попова, а также опилки, проросшие мицелием и помещенные в специальные углубления деревянного фильтра.

Проращивание облученного материала производилось на среде Флерова и Попова при 18—20° (*Merulius lacrymans*) и 20—25° (*Poria raporaria*).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Стерилизующее действие УКВ

Выяснение возможности полной стерилизации культур грибов, разрушающих древесину, являлось основной задачей наших исследований. В табл. 1 приведены условия облучения, продолжительность экспозиции и результаты опытов с *Merulius lacrymans* и *Poria vaporaria*.

Резюмируем результаты этих опытов.

1) Помещая культуры грибов в поле 500 V установки, можно вызвать полную гибель этих организмов.

2) Экспозиция в 60 мин. во всех случаях была летальной для данных грибов.

3) Тридцатиминутное облучение культур *Merulius lacrymans* в большинстве случаев действовало летально. В аналогичных опытах с *Poria vaporaria* наблюдалось последующее развитие гриба.

4) На менее мощной установке (50 V) получить стерилизацию не удалось: даже при двухчасовой экспозиции культуры грибов не по-

Таблица 1

Стерилизующее действие УКВ на грибы, разрушающие древесину

№ опыта	Возраст культуры (в днях)	*Merulius lacrymans* — условия облучения: напряжение на аноде (в mA)	длина волны (в м)	показания эталона (в 10^8 эрг.)	расстояние между конденс. (в см)	продолжит. экспозиции	Результаты	Примечания
—	8	30	4.5	504	4	301 60	—	
2	8	30	4.5	504	4	30	—	
3	53	30	4.5	504	4	60	Нет роста	Облучение в бумажных пакетиках (500 V установка)
—	92	30	4.5	504	4	30 60	—	
—	35	38	4.5	504	4	30 60	—	
5	81	38	4.5	504	4	30 60	—	
1	30	38	3.4	Не измер.	4	5 10 15 30 120	Рост » » » »	Облучение в пробирках на мальц-экстракте (50 V установка)
				Poria vaporaria				
6	40	32	4.5	Не измер.	5	15 30 45	Рост » »	Облучение в бум. пакетиках (500 V установка)
5	58	45	4.5	»	5	60	Нет роста	
3	62	45	3.6	»	5	15 30 120	Рост » »	

гибают. Но наблюдающаяся в этих опытах задержка развития культур происходит уже после 30-минутной экспозиции, и только через $1^1/_2$ месяца рост становится таким же, как и в контрольных посевах. Одновременно с отставанием в росте в культурах наблюдаются значительные морфологические изменения. Так, у *Merulius lacrymans* в течение трех месяцев в воздушном мицелии сохраняются спирали, появляются хламидоспоры и в большом количестве овальные и цилиндрические оидии. Распад мицелия на оидии может быть выражен настолько резко, что культура приобретает несвойственный ей вид — при полном отсутствии воздушного мицелия поверхность культуры становится мучнистой, как бы припудренной. Эти изменения оказались наследственными, и при пересевах культура сохраняла свои свойства. Разрушение опилок, вызываемое этим штаммом, происходило гораздо медленнее, чем у исходной формы гриба.

Обильное образование оидий и появление мицелия ненормального вида наблюдалось и в культурах *Poria vaporaria*, также запаздывающих в своем развитии после двухчасового облучения на 50 V установке.

2. О влиянии некоторых условий облучения на стерилизующее действие УКВ

Установив летальную экспозицию для грибов, разрушающих древесину, мы модифицировали опыты с целью выяснить условия, влияющие на действие УКВ.

Облучение в бумажных пакетиках и в стеклянных чашках

Приведенные выше данные о стерилизующем действии УКВ относились к культурам грибов, помещенных в стерильные бумажные пакеты. При помещении опилок, проросших мицелием, в чашки Петри и последующем облучении этого материала было установлено, что стекло в значительной степени задерживает УКВ, так как для полной гибели *Merulius lacrymans* необходима экспозиция в 90 мин. (табл. 3).

Напомним, что в бумажных пакетиках стерилизация наступала обычно после 30-минутного облучения. Аналогичные результаты были получены в опытах с *Poria vaporaria*.

Часовая экспозиция оказалась недостаточной для стерилизации культуры, находившейся в чашках Петри, тогда как такое облучение материала в пакетиках постоянно сопровождалось гибелью гриба. Способность стекла задерживать УКВ зависит от его толщины. Облучение культур в колбе Эрленмейера не сопровождалось такой задержкой УКВ, как это имело место при употреблении чашек Петри. Здесь имеет значение не только толщина стекла, но и форма сосуда.

Влияние деревянного фильтра на действие УКВ

Облучение культур *Merulius lacrymans* в деревянном фильтре имело своей целью выяснить, в какой мере древесина задерживает УКВ. В качестве фильтра был взят сосновый брусок размером 10 см × 5 см × 5 см, в котором имелись специально высверленные углубления. Опилки, проросшие мицелием, заворачивались в бумагу и помещались в эти углубления, отверстия последних закрывались корковыми пробками. Параллельно, в тех же условиях, производилось облучение опилок, находящихся в бумаге и положенных на поверхность самого фильтра. Деревянный фильтр помещался во вторичном контуре между конденсаторами.

В этой серии опытов было изучено влияние сухого и влажного дерева, влияние направления электромагнитных волн по тангенсу и

по радиусу древесины, влияние длины волны и, наконец, результаты действия УКВ в зависимости от локализации гриба внутри или на поверхности фильтра. В табл. 2 представлены результаты этих опытов, которые позволяют сделать следующие выводы:

Таблица 2

Влияние деревянного фильтра на стерилизующее действие УКВ (опыты *Merulius lacrymans*)

№ опыта	Возраст культуры (в днях)	Условия облучения: напряжение на аноде (в mA)	сила тока внутри конт. (в амперах)	показания эталона (в 10^8 эрг.)	длина волны (в м)	расстояние между конденс. (в см)	продолжит. экспозиции	Результаты	Облучение материала	Направление волны
15	27	38—45	4.2—4.6	504	4.5	6	60	—	Внутри фильтра	Поперек волокна (по радиусу)
	30	38—45	4.2—4.6	504	4.5	6	60	—		
17	150	38—45	4.2—4.6	504	4.5	6	60	—		
16	27	31—49	4.2—4.8	504	4.5	6	60	Нет роста	На поверх. деревянн. фильтра	То же
	30	31—49	4.2—4.8	504	4.5	6	60			
18	150	31—49	4.2—4.8	504	4.5	6	60			
19	30	41	4.2	504	4.5	6	50	Нет роста	Внутри деревянн. фильтра	То же
	150									
20	30	48	4.8	504	4.5	6	50	—	На поверх. деревянн. фильтра	То же
	150	48	4.8	504	4.5	6	50	—		
21	32	40—43	4.2	504	4.5	10	45	—	Внутри фильтра	Поперек волокон (по тангенсу)
22	52	40—43	4.2	504	4.5	10	45	—		
23	35	38—41	4.2	504	8	6	60	Нет роста	Внутри влажного фильтра	Поперек волокон (по радиусу)
	56									
	160	38—41	4.2	504	8	6	60			
24	35								Внутри сухого фильтра	То же
	56	31	4.2	504	8	6	60	—		
	160									
25	35	31	4.2	504	8	6	60	Рост	На поверх. деревянн. фильтра	То же
	56	31	4.2	504	8	6	60	»		
	160	31	4.2	504	8	6	60	»		

1. Древесина, как сухая, так и влажная, не задерживает УКВ, и гриб, находящийся внутри фильтра, убивается полностью в течение 45—60 мин.

2. Длина волны влияет на стерилизующую способность УКВ: при экспозиции в 60 мин. и длине волны в 8 м *Merulius lacrymans* погибал внутри фильтра, сохраняя жизнеспособность на его поверхности; при более короткой волне — 4.5 м — гриб убивался в течение 50 мин. не только внутри, но и на поверхности древесины.

3. Направление волны по радиусу или тангенсу древесины не отражается на стерилизующем действии УКВ.

Из этих результатов необходимо отметить более быструю гибель гриба внутри древесины. Аналогичные наблюдения были сделаны Евреиновым, установившим, что амбарный долгоносик скорее погибает внутри зерна, чем на его поверхности.

Влияние количества облучаемого материала. Действию УКВ подвергались 1.2 г и 12 г культуры *Poria vaporaria* на среде Флерова и Попова. В обоих случаях эффект был одинаковым, так же, как и при облучении 3 г и 112 г опилок с *Merulius lacrymans* (табл. 3). Такое отсутствие влияния количества взятого материала на стерилизующее действие УКВ объясняется, повидимому, достаточной мощностью нашей установки для стерилизации этой массы опилок.

Таблица 3

Влияние количества материала и упаковки на стерилизующее действие УКВ

Организм	№ опыта	Возраст культуры (в днях)	Условия облучения: длина волны (в мм)	показания этилона ($в 10^9$ эрг.)	расст. между конд. (в см)	продолжит. экспозиции	колич. материала (в г)	результаты	Примечания
Merulius lacrymans	7.14	43 45	4.5	504	5.6	30 45 60 92	112 112 112 112	Нет роста	Облучение в колбе Эрленмейера на среде Флерова и Попова Посев перед облучением После облучения дополн. увлажнение среды
Merulius lacrymans	9.10	84	4.5	504	5.6	30 90	112 112	Нет роста	Посев за сутки до облучения в колбу Эрленмейера на среду Флерова и Попова. Облучение прямо в среде
Merulius lacrymans	4.6 8	30 78 84 120	 4.5 4.5	 504 504	4	30 60 90	3 3 3	Рост Рост Нет роста	Облучение в бумажных пакетиках в чашках Петри
Poria vaporaria	7	63	4.5	504	10	60 60	1.2 1.2	Нет роста Нет роста	Облучение в бумажных пакетиках
Poria vaporaria	4	47	4.5	504	10	60	3	Рост	Облучение в бумажных пакетиках в чашке Петри

Влияние возраста культуры. Пользуясь в качестве материала для облучения культурами *Merulius lacrymans* различного возраста, было установлено, что наиболее устойчивыми были 2—3-месячные культуры. В возрасте до 15 дней и свыше $3^1/_2$ месяцев культуры несколько скорее погибают под влиянием УКВ.

Влияние влажности облучаемого материала. Выяснение этого вопроса в условиях наших опытов было затруднено тем, что при полном высушивании опилок, содержащих грибы, последние обычно погибали. Рост отсутствовал как в опытах (с облучением), так и в контрольных посевах. Повидимому, для изучения влияния влажности на стерилизующее действие УКВ необходимо пользоваться не опилками, а кусками древесины, зараженными грибами.

Стимулирующее действие УКВ. Малые дозы УКВ — облучение в течение 5—15 мин. на 50 V установке — несколько стимулируют рост *Merulius lacrymans*. Прорастание гриба на среде Флерова и Попова начинается раньше, чем в контрольном посеве, но через 2—3 недели эта разница в развитии сглаживается. Споры *Merulius lacrymans*, предварительно обработанные в течение 2—4 часов 0.1% раствором лимонной кислоты и облученные в висячей капле в течение 1—1.5 мин. на 500 V установке, дают несколько большее количество проросших спор, чем при одном намачивании в кислоте без последующего облучения. Таким образом стимулирующее действие УКВ существует, но выражено нерезко.

Непрерывное и прерывистое облучение. Специальных исследований в этом направлении не производилось, но имеется несколько попутных наблюдений, говорящих о том, что непрерывное облучение дает больший эффект, чем повторные с небольшими перерывами экспозиции, общая продолжительность которых равна однократному облучению.

На основании изложенного фактического материала могут быть сделаны следующие выводы:

1. УКВ в примененных нами условиях обладают стерилизующим действием на грибы *Merulius lacrymans* Schum. и *Poria vaporaria* Pers. Облучение культур этих грибов на 500 V установке в течение 45—60 мин. полностью их убивает.

2. Деревянный фильтр (2.5—3 см) не задерживает стерилизующего действия УКВ, тогда как стекло резко снижает эффект облучения.

3. Сублетальные дозы[1] УКВ задерживают прорастание этих организмов и вызывают резкие морфологические изменения в культурах. Малые дозы обладают стимулирующим действием.

[1] Дозы, близкие к тем, которые вызывают гибель гриба.

4. Проведенные исследования позволяют считать, что стерилизация древесины с помощью УКВ может найти применение, но при условии использования более мощных установок и выяснении влияния УКВ на механические свойства древесины.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Ванин, Методы фитопатологического исследования болезней леса и повреждений древесины, 1935.
[2] Голышева К., Влияние токов высокой частоты на дрожжевую культуру, Бюлл. ВИЭМ, № 3/4, 1934.
[3] Голышева К. и Линникова, Влияние УКВ на туберкулезную палочку, Бюлл. ВИЭМ, № 3/4, 1934.
[4] Кугушев, К вопросу о сущности действия токов ультравысокой частоты, Арх. биол. наук, т. 37, вып. 3.
[5] Libesny u. Wertheim, Radiobiologia, vol. 1, Fasc. III, p. 43, 1933.
[6] Ойвин И., Стимулирующее и угнетающее действие лучистой энергии на клетку, Труды по дерм. и вен., т. 2, стр. 203, 1935.
[7] Евреинов, Применение УКВ в сельском хозяйстве, Наркомзем, 1935.
[8] Шимановский, Стенограмма доклада на совещании о действии УКВ.
[9] Флеров, Домовые грибы и меры борьбы с ними, НКПС, 1935.

A. A. IMŠENECKI and E. S. NAZAROVA. THE EFFECT OF ULTRA-SHORT WAVES ON WOOD DESTROYING FUNGI *MERULIUS LACRYMANS* SCHUM. AND *PORIA VAPORARIA* PERS.)

SUMMARY

The object of the investigations was to find out the possibility of sterilizing effect of ultra-short waves on wood destroying fungi: *Porta vaporaria* Pers. and *Merulius lacrymans* Schum.

Paper packages containing the culture of these fungi on the medium with sawdust were subjected to radiation. The following were the conditions of radiation: A WK lamp of 500 V, on 30—45 mA anode, the readings of calibre $504 \cdot 10^8$ erg., length of wave 4.5 m. Exposition time varied from 5 to 60 minutes. It was established by experiments that the fungus culture located in the field of effect of the ultra-short wave, is totally killed within 45—60 minutes. The sublethal doses of ultra-short wave arrest the germination of radiated *Poria vaporaria* and *Merulius lacrymans* on a fresh medium and cause sharp changes in the outside appearance and structure of the mycelium. Small doses of rays had a stimulating effect not very saliently manifested.

An investigation was likewise carried out of the effect which different conditions of radiation had upon the efficacity of the ultra-short waves. Thus, it was established, that a wooden filter of 2.5 cm thickness, fails to arrest the ultra-short wave; in some experiments the fungi located inside the wooden filter perished sooner, than those located on its outside surface. The bacteriocidal effect of the ultra-short wave was

reduced when the fungus culture was radiated in cups and retorts; thus the glass arrests the rays. As regards the age of the culture, the most resistant to the ultra-short waves have been the 2—3 months old cultures; whereas those which are below 15 days of age and above 3 and a half months perish somewhat sooner. The amount of radiated material failed to effect in any way the effective action of the ultra-short wave. The sterilization of 3 g and of 112 g of sawdust with germinated mycelium took place within the same exposition time, which evidently is due to the sufficient capacity of the apparatus. The investigations carried out as above, permit us to believe that the sterilization of wood by ultra-short waves can find a ready application provided more powerful apparatus is used, and the effect of the ultra-short wave on the mechanical properties of the wood is elucidated.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. И. ГРОМОВ

О НАХОДКЕ *ELEPHAS PRIMIGENIUS* В МЕЖМОРЕННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ

(*Представлено академиком* А. А. Борисяком)

Автор дает описание остатков нижней челюсти слона, найденной в 3 км выше г. Сольнова, на левом берегу р. Шелони, И. В. Даниловским, который приписывает слоям, содержащим эти остатки, миндель-рисский возраст. Остатки принадлежат *Elephas primigenius*.

И. В. Даниловский передал мне для изучения остатки нижней челюсти слона, найденные им в 1930 г. на левом берегу р. Шелони, в 3 км выше г. Сольнова, непосредственно выше Лесопильного завода, в отложениях миндель-миндельрисского возраста. Определение этих остатков показало, что они принадлежат *Elephas primigenius*. Несмотря на обычность подобного рода находок, эти остатки все же заслуживают внимания и более подробного описания не столько благодаря своей хорошей сохранности, что в сущности не представляет большой редкости, и даже не потому, что они найдены in situ, сколько потому, что, по мнению И. В. Даниловского, им следует приписать такой древний возраст, как миндель-рисский.

В литературе мы не имеем указаний на нахождение остатков мамонта в дорисских отложениях на территории СССР, но, как мне сообщил Г. Ф. Мирчинк, А. И. Москвитиным и Д. В. Соловьевым собственноручно был взят один зуб *Elephas primigenius* из предледниковых рисских отложений под Новой Слободой, близ г. Путивля; о другом случае (хотя и менее надежном) нахождения мамонта в отложениях дорисского возраста на Кавказе мне известно также из устного сообщения Г. Ф. Мирчинка, за что приношу ему свою благодарность.

Если обратиться к схемам западно-европейских ученых, то там мы найдем указание на появление мамонта в самых низах квартера и даже в верхнем плиоцене (*Elephas primigenius mut. astensis* Mayet)[1].

[1] Работы последнего времени намечают в развитии слонов несколько самостоятельно эволюционировавших ветвей, отделившихся от главного ствола еще в дочетвертичное время (Osborn, Mayet).

Однако *Elephas primigenius* в понимании Mayet заключает в себе три разновидности мамонта. В согласии с другими авторами он различает в четвертичное время «нормальный тип», часто называемый «древним» или «франко-итальянским», и «сибирский тип» (*Elephas sibiricus*), часто называемый «поздним типом». Последний отличается от «нормального типа» главным образом бо́льшим числом пластинок для m_3 (до 27—29) и большей частотой их на 10 см длины зуба (10—11 вместо 8 для нормального). Сибирского мамонта Mayet склонен считать даже представителем самостоятельной ветви и относит появление его из Азии в Западной Европе под именем *Elephas sibiricus* к самому концу четвертичного времени.

«Нормальный» же тип (*Elephas primigenius* Blum) проходит через всю толщу квартера Англии, Франции, Германии; он становится редок в солютрейско-мадленское время, когда вымирает окончательно. Примерно к этому времени Sörgel относит еще появление очень мелкой формы мамонта [1], связывая ее с вырождением нормального *Elephas primigenius*.

Возвращаясь снова к русскому материалу, который содержит громадное количество остатков мамонта, мы находим в литературе указание (работы М. В. Павловой и др.) на присутствие двух типов этого животного — I и II типы М. В. Павловой,— различающихся частотой пластинок на 10 см длины зуба.

Однако придавать этому какое-либо вполне определенное стратиграфическое значение пока еще преждевременно, так как они встречаются вместе. Результаты наших определений большого числа остатков слонов из верхнепалеолитических стоянок (преимущественно мадленских), следовательно, заведомо позднечетвертичных (после максимума вюрмского оледенения, по Г. Ф. Мирчинку), показали, что там имеются почти исключительно слоны (*Elephas primigenius*) с большим числом пластинок (10—12) на 10 см длины зуба. Это, возможно, указывает на то, что если тип мамонта с более редким числом зубных пластинок когда-либо пользовался более широким распространением на территории СССР, то это могло быть скорее всего в довюрмское время, именно в рисс-вюрмское.

Что касается более ранних отложений, дорисских, то, как мы уже отметили выше, в них остатков мамонтов (кроме случаев, уже указанных) пока не найдено, в то время как остатки *Elephas trogontherii*, *Elephas meridionalis*, *Elephas antiquus* там сравнительно нередки.

Таким образом, если теоретически и представляется как будто возможным допустить наличие в нижнечетвертичной толще СССР

[1] Очень мелкая форма мамонта была констатирована и для Сибири еще Брандтом (1831), а в последнее время нами для различных мест СССР из верхнечетвертичной толщи.

Elephas primigenius, то, на основании имеющегося фактического материала, естественнее ожидать нахождения там какого-либо другого слона (хотя бы и типа мамонта), а появление *Elephas primigenius* Blum связать с эпохой не древнее рисс-вюрма.

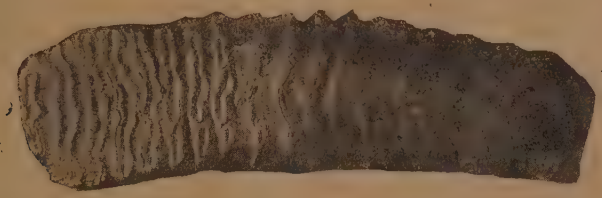
После этих замечаний перейдем к описанию самой находки. Остатки представляют:

1) правую половину нижней челюсти, у которой сохранились m_2, m_3 и симфиз. Ростр, повидимому, небольших размеров, обломан; нехватает также proc. cond. и proc. coron. (фиг. 1 и 2);

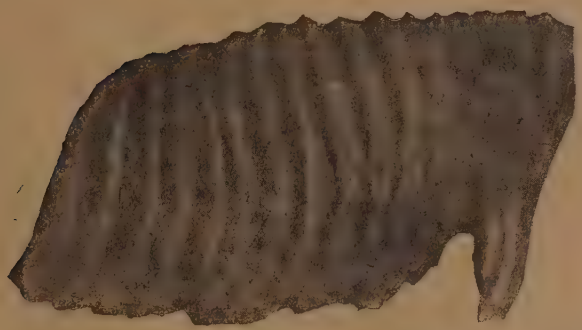
2) отдельный m_3, несомненно принадлежащий той же особи; у него, как и у правого m_3, обломано 3—4 последних пластинки (фиг. 3).

Таким образом мы имеем довольно полно сохранившуюся нижнюю челюсть:

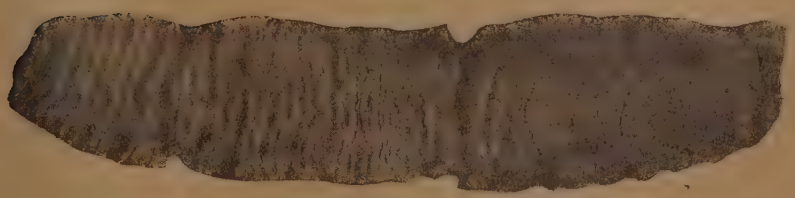
$$\frac{\text{———}\ M\ \text{———}}{m_3 —\quad m_2 + m_3}.$$



Фиг. 1



Фиг. 2



Фиг. 3

Сохранность остатков хорошая, без каких-либо следов окатки, сглаживания острых краев кости; окраска ровная, темнопалевая.

Все промеры (в сантиметрах) сведены в следующую таблицу:

	m_3	M	$\overline{m_2 + m_3}$
1. Длина зуба в проекции (перпендикулярно пластинкам)	ca 28	7.6	ca 27.5
2. Длина жевательной поверхности (по средней линии)	15	7.6[1]	14.7
3. Число всех пластинок	×18—[3]	∽5∽	20—[3]
4. Число пластинок на 10 см длины зуба перпендикулярно пластинкам (видимых)	8	ca 8[2]	8—8.5
5. Число стертых пластинок (видимых)	13	6.5	13
6. Наибольшая длина коронки	ca 28	ca 8[3]	ca 27.8
7. Наибольшая ширина коронки	7.1[4]	6.7[5]	7
8. Наибольшая высота коронки (самая высокая пластинка)	13.3	4.9	13.6
9. Средняя ширина пластинки	0.65	0.70	0.7
10. Толщина эмали	0.2	0.2	0.2
11. Угол стирания	—	—	—

Примечание. Условные обозначения: — талон: ×; стертая часть зуба: ∽; обломано: — Цифры над этими значками — предполагаемое число недостающих пластинок.

1) По внутреннему краю; 2) промерено на 5 см длины — 4 пластинки; 3) по наружной стороне; 4) на 3-й пластинке; 5) на 6-й пластинке.

Эту табличку можно дополнить еще следующими данными. Для обоих m_3. Тип слияния пластинок: у первых пяти — полный; на 6-й и 7-й lat. ann. med. lam., хотя вполне отделен только боковой один диск; для 8-й пластинки lat. ann. med. lam. На остальных — ряд обособленных кружочков и дисков. Эмаль слабо плойчатая и то лишь на первых трех пластинках, на прочих она совершенно ровная. Межпластинные промежутки почти равны (на данной стадии стирания) ширине пластинок или немного меньше ее, но книзу пластинки заметно расходятся и вместе с этим увеличиваются и промежутки между ними.

Таким образом описываемые остатки зубов характеризуются сравнительно высокой и узкой коронкой (7—7.1 см для m_3), средней толщины эмалью, весьма слабо плойчатой, почти ровной, довольно часто расположенными зубными пластинками (8—8.5 на 10 см длины) и значительным абсолютным числом их для m_3 (22—23).

Эти особенности достаточно характерны для типа *Elephas primigenius*, хотя далеко не достигают предельных размеров для этого вида (*Elephas sibiricus* в понимании Mayet), у которого число пластин на 10 см колеблется от 9 до 12, а общее число пластин у m_3 достигает 29. Что же касается *Elephas trogontherii* Pohl., то для него нужно считать характерным зубы с широкой (8—11 см) и высокой коронкой, толстой и плойчатой эмалью, редким числом пластин

(5—7 в среднем на 10 см) и небольшим абсолютным их числом у m_3 (14—22).

Итак, все приведенные выше данные в общем итоге позволяют сблизить интересующие нас остатки только с *Elephas primigenius* Blum, скорее всего с той разновидностью, которая фигурирует у различных авторов под именем «древнего», «европейского», «нормального типа» (type normal), «II типа» и т. д.

В этом можно убедиться, сравнивая наши остатки с зубами *Elephas primigenius* и *Elephas trogontherii*, о которых в данном случае только и может итти речь.

Геологический институт.
Академия Наук СССР.
Москва.

V. I. GROMOV. ON DISCOVERY OF REMAINS *ELEPHAS PRIMIGENIUS* IN MINDEL-RIESS AGE

SUMMARY

Although cases of discovering remains of elephants have not been very rare, the given case is interesting inasmuch as the remains of the lower jaw of an elephant described in the given article have been obtained from strata ascribed to the Mindel-Riess age. The remains are well preserved and represent the right half of the lower jaw and a separate m_3; the remains of the teeth are characterized by a comparatively high and narrow crown (7—7.1 cm for m_3), an enamel of medium thickness, slightly laminated, almost ewen, the teeth rather close set (8—8.5 on a length of 10 cm) and a considerable absolute number of the same for m_3 (22—23).

According to the above mentioned data the remains described may be referred as belonging to the *Elephas primigenius* Blum, evidently the variety that has been mentioned by various authors under the name of «ancient type», «European type», «normal type», «type II» etc.

Geological Institute.
Academy of Sciences of the USSR.
Moscow.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. В. КРАВКОВ

ВЛИЯНИЕ СЛУХОВЫХ РАЗДРАЖЕНИЙ НА СВЕТОВУЮ И ЦВЕТОВУЮ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ГЛАЗА

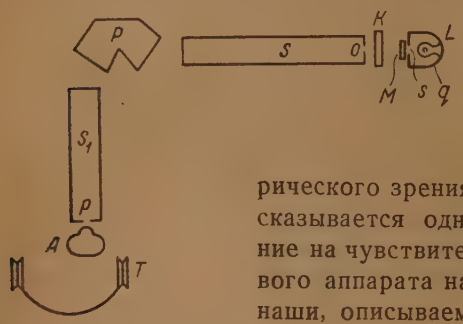
Автор изучал влияние слуховых раздражений на световую и цветовую чувствительность глаза и установил, что звуковые раздражения (с частотой в 2100 герц (Hz), высокого уровня громкости) снижают световую чувствительность палочкового аппарата глаза. Цветовая чувствительность колбочкового аппарата глаза под влиянием одновременного звука для коротковолновых лучей спектра повышается, для длинноволновых, наоборот, снижается. Изменение световой чувствительности звуком дает новую возможность выяснения некоторых специальных вопросов физиологии цветного зрения. Факт снижения звуком цветовой чувствительности к красным лучам заставляет пересмотреть нормы видимости красных сигналов, установленные в условиях отсутствия слуховых раздражений.

Существование функциональной связи между слухом и зрением было известно еще в XVII в. (1). В новое время исследованию специально влияния слуховых раздражений на зрение были посвящены работы Урбанчича (2), Таннер и Андерсон (3), в еще более недавнее время — эксперименты Лазарева (4), Кравкова (5), Гартмана (6), Яковлева (7) и др. [1].

В опытах Урбанчича наблюдались случаи как повышения, так и понижения цветовой чувствительности глаза под влиянием одновременных звуков — камертонов различной высоты тона; какой-либо определенной закономерности явления им установлено не было. Таннер и Андерсон определяли при звуках цветовые пороги, применяя светофильтры. Результаты опытов подтвердили наблюдения Урбанчича; в большинстве случаев цветовая чувствительность под влиянием одновременных звуков повышалась. Однако достаточно определенных количественных данных авторами все же получено не было. Лазарев наблюдал повышение световой чувствительности периферического зрения при воздействии звука, дававшегося ламповым генератором. Кравков исследовал по отношению к центральному зрению

[1] Здесь упомянем еще не опубликованные работы Е. Н. Семеновской и А. И. Богословского, вышедшие из нашей лаборатории, а также работу Н. А. Вишневского.

остроту зрения, эффект иррадиации, различительную чувствительность и, наконец, критическую частоту мельканий. Во всех случаях им наблюдалось, что звук (в 860 и 2000 Hz, средней силы, порождаемый в телефонной трубке ламповым генератором, а также треск приглушенного электрического звонка) действует, как усиление света. Такой эффект слухового раздражения наблюдал на остроте зрения затем и Гартман. Шиллер ([8]) наблюдал изменения (в ту или другую сторону) заметности световых мельканий под влиянием звука. Яковлев констатировал расширение границ поля зрения (для зеленого цвета) при воздействии звука. С другой стороны, при изучении критической частоты мельканий при периферическом зрении Кравков наблюдал снижение критической частоты под влиянием одновременного слухового раздражения. Последнее давало повод думать об обратном,— угнетающем действии звука на аппарат периферического зрения. Прямому выяснению того, как сказывается одновременное слуховое раздражение на чувствительности палочкового и колбочкового аппарата нашего зрения, и были посвящены наши, описываемые ниже, опыты.



Фиг. 1. Установка для изучения влияния слуховых раздражений на световую и цветовую чувствительность глаза

Аппаратура и методика

Применявшаяся нами установка изображена схематически на фиг. 1.

Испытуемый садился перед спектроскопом SPS_1 и смотрел одним глазом A в окулярное отверстие P. Экспериментатор путем передвигания нейтрального поглощающего фотографического клина K ослаблял свет, идущий от лампы L в спектроскоп. Коллиматорная щель последнего была заменена круглым отверстием O диаметром в 1 мм. Таким образом посредством фотографического клина экспериментатор постепенно затемнял поле зрения испытуемого. Поле зрения испытуемого, смотрящего в спектроскоп, представляло собой диск с диаметром около 6.3°. Окулярное отверстие P, в которое смотрел испытуемый, играло роль искусственного зрачка, постоянного во всех опытах. Источником света служила автомобильная лампочка «ГЭТ» на 6—8 V в 42 свечи, светившая сквозь молочные стекла M. На лампочке поддерживалось всегда постоянное напряжение. Согласно инструкции, испытуемый должен был отмечать момент, когда для него впервые в поле зрения исчезнет всякая (хотя бы и неопределенная по своему цветовому тону) хроматичность, а, кроме того, в некоторых опытах от испытуемого требовалось установить и момент исчезновения всякого света вообще.

Очевидно, что момент исчезновения хроматически может характеризовать порог колбочковой чувствительности (цветное зрение), момент же исчезновения света соответствует порогу палочковой чувствительности (сумеречное или периферическое зрение). Величина той и другой чувствительности вычислялась нами условно, как величина, обратная пропускной способности соответствующего места поглощающего клина. Опыты производились в темной комнате. Определения порогов цветоощущения и порогов светоощущения производились, как правило, каждые 8—12 мин. в течение $1^1/_2$-часовой темновой адаптации. Приблизительно на 40-й минуте темновой адаптации, когда достигался уже более или менее постоянный уровень цветовой чувствительности, испытуемый подвергался побочному слуховому раздражению. В качестве слухового раздражения служил звук от лампового генератора низкой частоты или от камертонного генератора. Звук подводился к обоим ушам испытуемого посредством телефонных трубок. Высота тона в разных случаях опытов была близка к 2100, 870 и 800 Hz. Что касается громкости звуков, то она была достаточно большой. Слуховое раздражение длилось обычно около 10 мин.; в течение этого времени брались 2—3 отсчета порогов. По прекращении слухового раздражения, обычно в течение 30—40 мин., продолжались вновь определения световых и цветовых порогов уже без одновременного звука. В качестве подопытных лиц в основных экспериментах принимало участие 6 человек: 4 нормально видящих, 1 девтераноп и 1 крайний девтераномал.

Результаты

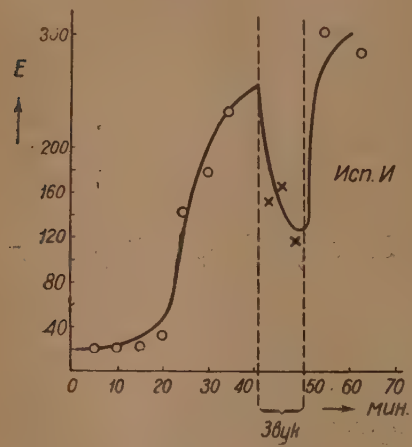
1. Изменение световой чувствительности периферического зрения под влиянием одновременного звука с частотой в 2100 Hz

Световая чувствительность палочкового аппарата под влиянием одновременного звука снижается. Подобный факт снижения световой чувствительности при звуке наблюдался нами на всех трех испытуемых, подвергавшихся подобного рода исследованию в 20 опытах. Как и следовало ожидать, различие в длине волны раздражающего света здесь роли не играло, поскольку реагирующим зрительным аппаратом являлись палочки сетчатки. На фиг. 2 приведена типичная для рассматриваемых случаев адаптационная кривая. Как ясно видно, звук обусловливает явное падение световой чувствительности [1].

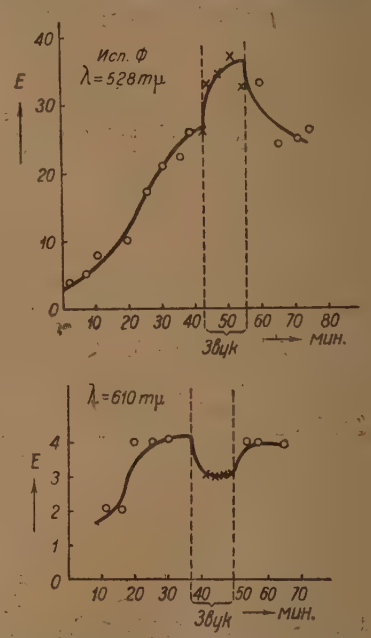
[1] Наши наблюдения здесь, следовательно, противоречат данным, приводимым Лазаревым. Причина такого несогласия нам не ясна. Возможно, она коренится в разной интенсивности применявшихся звуков.

2. Изменение цветовой чувствительности глаза под влиянием одновременных звуков с частотой в 2100, 870 и 800 Hz

Цветовая чувствительность колбочек под влиянием звука изменяется различно, в зависимости от длины волны раздражителя. На фиг. 3 приведены две адаптационные кривые, характеризующие изменения цветовой чувствительности по отношению к зеленому цвету с длиной волны в 528 mμ и по отношению к оранжево-красному цвету с длиной волны 610 mμ. По ординатам отложена цветовая чувствительность, как величина, обратная пропусканию того места клина, который соответствовал моменту исчезновения всякой хроматичности в поле зрения наблюдателя. Время действия звука отмечено на обеих кривых. В то время как цветовая чувствительность к зеленому цвету при звуке повышается, цветовая чувствительность к цвету оранжево-красному, напротив, во время звука снижается. Кривые фиг. 3 являются типичными для всех испытуемых.



Фиг. 2. Диаграмма падения световой чувствительности



Фиг. 3. Диаграмма изменений цветовой чувствительности во время звука

Обнаружив подобное различие и изменения цветовой чувствительности под влиянием звука — различие, зависящее, очевидно, от длины волны раздражающего света, мы подвергали эту зависимость более систематическому изучению. Для этого нами определялись адаптационные кривые цветного зрения по отношению к ряду монохроматических раздражителей длины волн в пределах от 450 до 650 mμ.

Как уже упоминалось выше, звук давался обычно минут на 10,

приблизительно на 40-й минуте темновой адаптации. В течение этих 10 мин. раза два-три определялся порог цветоощущения. То значение порога из этих двух-трех найденных, которое обнаруживало наибольшее отклонение от уровня, достигнутого в предыдущий период, предшествующий звуковому раздражению, принималось нами за характерное для действия звука. Беря это значение, мы вычисляли по нему «чувствительность при звуке», E_2. В качестве «чувствительности в отсутствие звука», E_1, бралась чувствительность, имевшаяся в последние минуты адаптации перед началом звука.

Опыты с отдельными длинами волн раздражителя проводились нами с каждым из испытуемых от 1 до 7 раз. Из данных таких повторных экспериментов брались средние величины. Полученные результаты оказались принципиально весьма сходными у всех четырех обследованных нами здесь лиц, обладавших нормальным цветоощущением.

Эти результаты, касающиеся слухового раздражения тонами в 2100, 870 и 800 Hz, и приведены в табл. 1 на стр. 244—245.

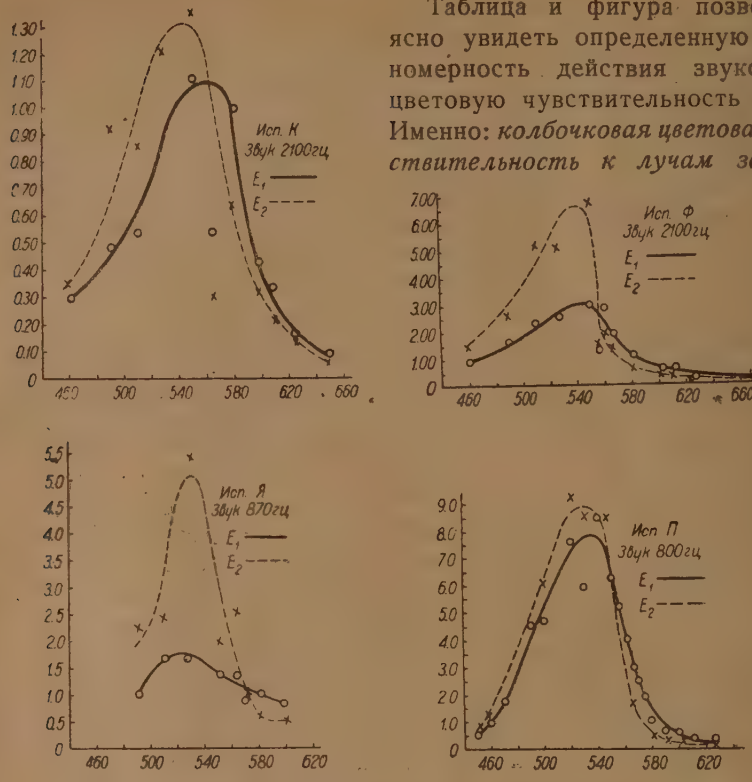
В этой таблице строка λ показывает в миллимикронах длину волны того светового пучка, по отношению к которому испытывалась цветовая чувствительность. Строка E_1 показывает величины цветовой чувствительности в отсутствие звука. Строка E_2 — ту же чувствительность при наличии звука. Чувствительность, как уже было сказано выше, условно принималась нами равной величине, обратной пропусканию соответствующего места фотоклина. Для большей сравнимости всех данных величина E_1 для $\lambda = 580\ m\mu$ всюду принята нами за единицу и все прочие значения чувствительности пересчитаны по отношению к этой условной единице. Строка $\frac{E_2}{E_1}$, наконец, обозначает отношение цветовой чувствительности, имевшейся при наличии звука, к цветовой чувствительности, найденной без звука.

На фиг. 4 некоторые из данных таблицы, касающиеся действия звуков различной высоты, изображены графически. Сплошной линией обозначены E_1, а пунктирной кривой E_2[1].

[1] Считаем нужным отметить здесь, что установленное нами распределение цветовой чувствительности E по спектру дает картину, отличную от той, которую нашли в своих работах М. Монро (M. Monroe, Psychological Monographs, v. 34, № 5, 1925), Л. И. Демкина (Труды Гос. оптич. института, т. 8, вып. 83) и Эбней (Abney, Researches in colour vision, p. 144—156, 1913).

По этим авторам, кривая цветовой чувствительности E дает резко выраженный минимум в области желтых лучей спектра.

Подобное несогласие наших результатов может быть объяснено, как мы в настоящее время считаем, следующим. В опытах Монро и в опытах Демкиной от испытуемых требовалось опознать (в опытах Демкиной даже назвать) цвет, а не



Фиг. 4. Графическое изображение звуков различной высоты

Таблица и фигура позволяют ясно увидеть определенную закономерность действия звуков на цветовую чувствительность глаза. Именно: *колбочковая цветовая чувствительность к лучам зелено-синей части спектра от одновременного звукового раздражения повышается, чувствительность же к лучам желто-оранжево-красной части спектра, напротив, под влиянием звука снижается.*

просто констатировать лишь наличие в раздражителе едва заметной (хотя бы и неопределенной еще по своему цветовому тону) хроматичности. Между тем в наших экспериментах мы инструктировали испытуемых придерживаться именно этой последней установки. В какой мере установка на опознание (называние) цвета (назовем ее установкой II) и установка на отмечание едва заметной хроматичности (назовем ее установкой I) могут влиять на ход результирующей кривой чувствительности, можно видеть из результатов специальных, контрольных опытов, поставленных по этому вопросу нами.

Типичные результаты этих контрольных экспериментов приведены ниже на фиг. 4а в виде кривых исп. П. и исп. Я. На абсциссе отложены длины волн раздражающего света, на ординате — величина цветовой чувствительности E, вычислявшаяся условно, как величина, обратная пропускной способности соответствующего места фотоклина. Сплошной линией проведена кривая, полученная при соблюдении испытуемым инструкции I, прерывистой линией—кривая, полученная при соблюдении испытуемым инструкции II. Кривая, полученная при инструкции II, хорошо со-

Еще нагляднее эта закономерность видна на кривой фиг. 5.

Здесь по абсциссе отложены длины волн раздражающего света в миллимикронах, а по ординате — отношение чувствительности, имевшейся при звуке, к чувствительности, найденной в отсутствие звука, т. е. величина $\frac{E_2}{E_1}$.

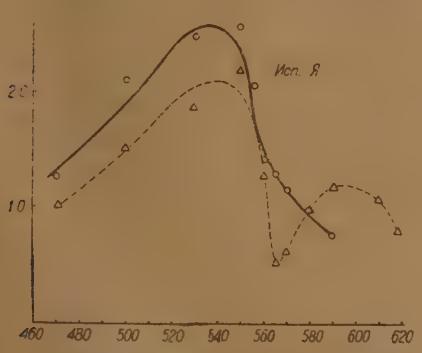
Кривая проведена согласно точкам, полученным в качестве средних величин из данных всех испытуемых табл. 1. Эти средние значения показаны в табл. 2.

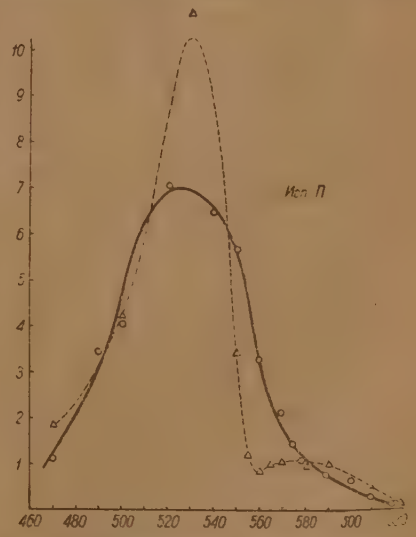
гласуется с данными вышеупомянутых авторов, находивших для желтых цветов минимум цветовой чувствительности.

Мы, таким образом, считаем себя вправе думать, что этот минимум обусловливается осложняющим психологическим моментом опознания и называния цвета. Как пишет сама Монро (стр. 43): «в области желтого... цвет возникает очень медленно и постепенно, так что указать точно момент появления хроматического компонента бывает трудно. При слабой интенсивности света с длиной волны в 580 $m\mu$ свет выглядит, как обычный искусственный, испускаемый угольной электрической лампой; неопытный наблюдатель обычно расценивает такой свет, как белый».

Тем, что испытуемые не всегда выдерживали требовавшуюся нами установку I, объясняем мы и две выпадающие точки у наших испытуемых К. и Ф. при звуке в 2100 Hz (см. выше табл. 1).

Минимум цветовой чувствительности в желтом участке спектра, наблюдавшийся





Фиг. 4а. Графическое изображение результатов контрольных экспериментов

Эбнеем, тем не менее остается для нас не вполне объясненным. Его методика требовала от испытуемых подравнивания ослабляемого монохроматического луча соседнему белому полю, а не просто опознавания изолированного цвета, как у Монро и Демкиной.

Остается думать о желтоватости цвета, применявшегося им в качестве «белого» (свет дуговой лампы). Упомянем, наконец, что в более ранней своей работе, посвященной тому же вопросу о цветовой чувствительности глаза к разным лучам спектра (Trans. Roy. Soc., 183, p. 537—540, London, 1892), Эбней минимума чувствительности для желтых лучей не обнаружил.

λ в mμ	460	490	510	528	550	555	560	565	570
Звук в 2100 Hz									
Исп. К. E_1	0.30	0.49	0.54	0.78	1.11	—	—	0.54	—
E_2	0.36	0.93	0.85	1.21	1.36	—	—	0.30	—
$\frac{E_2}{E_1}$	1.20	1.90	1.57	1.55	1.22	—	—	0.55	—
Исп. Я. E_1	0.66	0.76	—	1.14	—	—	—	1.28	—
E_2	0.80	1.44	—	2.20	—	—	—	0.60	—
$\frac{E_2}{E_1}$	1.21	1.89	—	1.93	—	—	—	0.48	—
Исп. Ф. E_1	0.87	1.65	2.33	2.50	3.03	1.20	2.90	1.90	—
E_2	1.46	2.55	5.10	5.00	6.70	1.40	2.00	1.30	—
$\frac{E_2}{E_1}$	1.68	1.54	2.19	2.00	2.21	1.17	0.69	0.68	—
Звук в 870 Hz									
Исп. Ф. E_1	—	1.46	2.12	2.16	3.27	—	2.39	1.35	—
E_2	—	2.12	2.90	3.80	6.64	—	3.45	0.96	—
$\frac{E_2}{E_1}$	—	1.45	2.31	1.76	2.03	—	1.44	0.71	—
сп. Я. E_1	—	1.06	1.71	1.71	1.40	—	—	1.87	0.94
E_2	—	2.23	2.43	5.43	1.86	—	—	2.54	1.00
$\frac{E_2}{E_1}$	—	2.13	1.42	3.17	1.33	—	—	1.86	1.06

λ в mμ	450	460	470	490	500	520	530	540	545
Звук в 800 Hz									
Исп. П. E_1	0.44	0.88	1.69	4.51	4.58	7.59	5.84	8.59	5.98
E_2	0.63	1.08	—	—	6.00	9.31	8.67	—	8.53
$\frac{E_2}{E_1}$	1.43	1.23	—	—	1.31	1.23	1.49	—	1.43
Исп. Я. E_1	—	—	1.10	—	1.85	—	1.92	—	—
E_2	—	—	1.20	—	1.92	—	2.60	—	—
$\frac{E_2}{E_1}$	—	—	1.09	—	1.04	—	1.36	—	—

Таблица 1

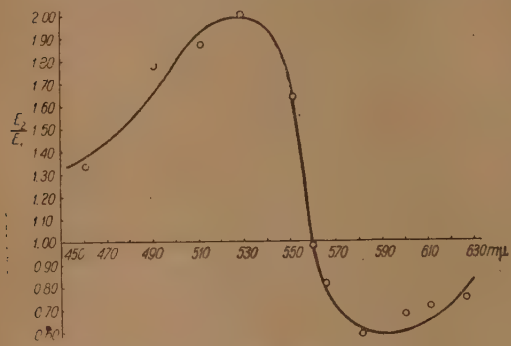
580	600	610	625	650						
1.00	0.43	0.33	0.16	0.09	—	—	—	—	—	—
0.64	0.32	0.20	0.14	0.06	—	—	—	—	—	—
0.64	0.74	0.61	0.87	0.66	—	—	—	—	—	—
—	0.66		0.34	—	—	—	—	—	—	—
—	0.54	—	0.30	—	—	—	—	—	—	—
—	0.82	—	0.88		—	—	—	—	—	—
1.00	0.42	0.52	0.25	0.13	—	—	—	—	—	—
0.60	0.41	0.45	0.21	0.11	—	—	—	—	—	—
0.60	0.98	0.86	0.84	0.85	—	—	—	—	—	—
1.00	0.35			—	—	—	—	—	—	—
0.49	0.20	—	—		—	—	—	—	—	
0.49	0.57	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1.00	0.83	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.60	0.54	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.60	0.65	—	—	—	—	—	—	—		—

550	555	560	565	570	575	580	590	600	610	625
6.26	5.03	3.97	2.82	2.55	1.92	1.00	0.63	0.57	0.23	0.18
—	—	—	1.74	—	—	0.47	0.30	0.19	0.15	0.07
—	—	—	0.62	—	—	0.47	0.48	0.33	0.65	0.39
1.92	2.00	1.37	1.47	1.10	—	1.00	0.72	—	—	—
2.70	1.68	1.18	0.88	0.98	—	0.78	0.65	—	—	—
1.41	0.84	0.86	0.80	0.89	—	0.78	0.90	—	—	—

Таблица 2

λ в mμ	460	490	510	528	550	560	565	580	600	610	625
E_2 . . . . . / E_1	1.33	1.78	1.87	2.08	1.64	0.99	0.81	0.59	0.68	0.71	0.75

Из фиг. 5 и табл. 2 с ясностью видно, что действие звуков имеет максимум повышающего чувствительность эффекта по отношению к цветам с длиной волны около 510—530 mμ и максимум понижающего цветовую чувствительность эффекта для цветов с длиной волны около 580—600 mμ. В участке же спектра близ 560 mμ эффект действия звука на цветовую чувствительность равен нулю.



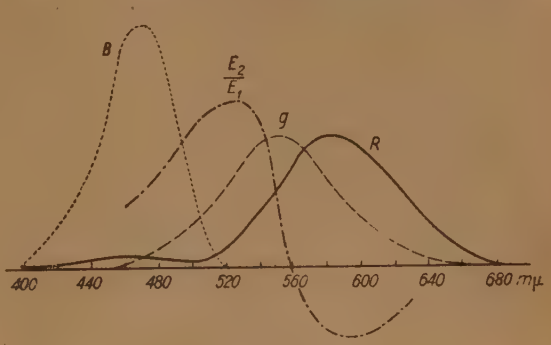
Фиг. 5. Графическое изображение закономерности

Обсуждение результатов и дополнительные опыты

а) Сопоставление изменений цветовой чувствительности, вызываемых звуком, с кривыми трех основных возбуждений глаза

После того как вышеописанная закономерность изменения цветовой чувствительности звуком была установлена, было совершенно естественно попытаться связать эти изменения с соотношениями цветовых возбуждений глаза, как они нам известны по 3 кривым основных возбуждений. Ниже на фиг. 6 и воспроизведены эти 3 кривые основных возбуждений глаза в том виде, как они построены недавно Федоровыми (9). Наряду с основными кривыми на той же фигуре жирной линией приведена еще раз и кривая фиг. 5. Бросается в глаза, что снижение цветовой чувствительности звуком падает на ту область спектра, где функционирует по преимуществу красноощущающий аппарат глаза. Напротив, повышающее цветовую чувствительность действие звука приходится на участок, чувствительность которого определяется по преимуществу зелено-синеощущающим аппаратом. Есть, таким образом, основания предположить, что звук (применявшихся нами высот и силы) действует снижающим образом на возбудимость красноощущающего аппарата глаза (R) и,

напротив, усиливает возбужденность его зелено-(G) и сине-(B) ощущающих аппаратов. В таком случае результирующее изменение цветовой чувствительности, выражаемое величиной $\frac{E_2}{E_1}$ (фиг. 5), должно прямым образом зависеть от доли G и B и обратным — от доли участия в возбуждении цветоощущающего аппарата R.



Фиг. 6

Исходя из этих соображений, мы взяли разность между суммой $(G + 0.1\,B^1)$, с одной стороны, и R — с другой, т. е. $(G + 0.1\,B) - R$, и на основании кривых основных возбуждений глаза вычислили соответствующие этой разнице величины по всему спектру. Если наши предположения, высказанные выше, верны, кривая значений $(G + 0.1\,B) - R$ должна обнаружить ход, подобный кривой $\frac{E_2}{E_1}$, приведенной на фиг. 5. Ведь чем больше доля R, тем больше снижается цветовая чувствительность; чем больше доля G и B, тем больше она от звука выигрывает.

Средние значения разности $(G + 0.1\,B) - R$ по кривым, построенным Федоровыми, приведены (в условных единицах) в табл. 3.

Таблица 3

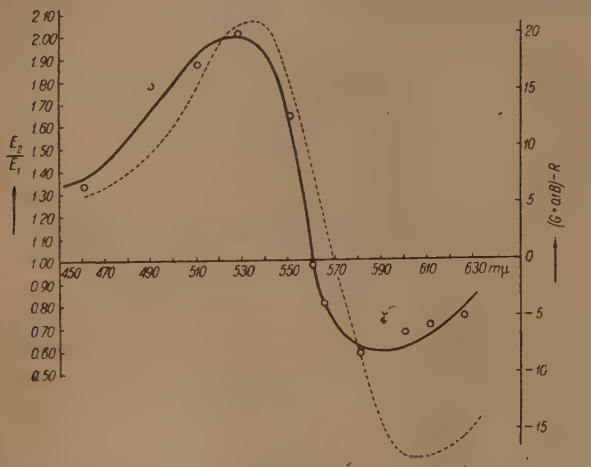
λ в mμ	460	480	500	520	540	560	570	580	600	620	630
$(G - 0.1\,B) - R$	6.1	7.7	11.9	19.3	21.6	9.3	0.2	—8.5	—17.2	17.0	14.5

Проведенная, согласно значениям табл. 3, кривая, наряду с найденной нами экспериментально кривой $\frac{E_2}{E_1}$, приведена на фиг. 7.

Кривая $\frac{E_2}{E_1}$ проведена сплошной линией и значения ее ординат показаны (в условных величинах) слева. Кривая $(G + 0.1\,B) - R$ изображена пунктиром и значения ее ординат (тоже в условных единицах) показаны на фигуре справа. Как нетрудно видеть, обе кривые

[1] Коэффициент 0.1 при B взят нами произвольно.

обнаруживают большое сходство как по своему общему ходу, так и по положению максимума, минимума и нейтральной точки, соответствующей единице и нулю ординат. Расхождение этих точек на обеих кривых всего около 10 mμ. Такие же расхождения между вычисленной и наблюденной кривыми здесь вполне естественны. Действительно, кривые основных возбуждений глаза построены по данным других наблюдателей, а не наших испытуемых. Между тем индивидуальные различия в ходе этих кривых, несомненно, существуют. Далее, основные кривые построены для чисто фовеального зрения, в наших же опытах поле зрения было около 6° в диаметре. Наконец, можно думать, что при большем числе измерений обе кривые сблизились бы друг с другом еще больше. Поэтому найденное сходство кривой $\frac{E_2}{E_1}$ и кривой $(G+0.1\,B)-R$ мы считаем возможным рассматривать как доказательство того, что изменения цветовой чувствительности звуком есть действительно функция разности $(G+0.1\,B)-R$.



Фиг. 7. Графическое изображение данных, приведенных в табл. 3

b) Влияние звука на цветовую чувствительность лиц с ненормальным цветоощущением

Мы установили выше, что влияние звука на цветовую чувствительность зависит от степени участия в раздражении того, другого или третьего из основных цветоощущающих аппаратов глаза. Следует ожидать поэтому, что у лиц с ненормальным цветоощущением изменение чувствительности к отдельным лучам спектра при звуке даст кривую $\frac{E_2}{E_1}$, отличную от наблюдавшейся нами у лиц нормально видящих. Ведь цветные стимулы вызывают у цветно-слепых и цветно-аномалов иные соотношения R, G и B, чем у лиц с нормальным цветным зрением.

Иными словами, кривые R, G и B оказываются у них иными. Иной будет, следовательно, и разность $(G+0.1\,B)-R$, определяющая собой

реакцию цветовой чувствительности на звук. В частности у дихроматов (протанопов и девтеранопов), согласно предположению Кенига ([10]) и др., имеется совпадение кривых двух основных возбуждений глаза, кривой R и кривой G. Представлялось интересным подвергнуть эту гипотезу проверке посредством нашего метода побочных звуковых раздражений. Действительно, если у дихроматов мы имеем совпадение кривых R и G, а влиятельность звуков есть функция разности $(G + 0.1\,B) - R$, то очевидно, что на всем протяжении спектра, где цвет определяется лишь возбуждениями R и G, звук никакого влияния на цветовую чувствительность дихроматов оказывать не должен, поскольку здесь всюду $G - R = 0$ лишь в коротковолновой части спектра, там, где функционирует уже и синеощущающий аппарат глаза (кривая B), мы должны ожидать повышения цветовой чувствительности под влиянием звуков. Нами были проведены опыты с одним девтеранопом (исп. А.) и одним крайним девтераномалом (исп. Кас.). Диагностика расстройств их цветного зрения была произведена при помощи испытательных таблиц Ишихара ([11]) и Рабкина ([12]), также посредством аномалоскопа Нагеля. К сожалению, обстоятельства позволили провести с этими испытуемыми лишь небольшое число опытов. Поэтому описываемые ниже результаты экспериментов должны рассматриваться пока еще как предварительные.

Данные опытов с испытуемыми А. и Кас. приведены в табл. 4. Все обозначения имеют тот же смысл, что и в табл. 1.

Таблица 4

λ в mμ	460	465	470	480	490	520	580	590
Исп. А. E_1	—	0.36	—	—	4.10	2.05	—	0.94
» E_2	—	0.58	—	—	6.41	2.05	—	0.94
» $\frac{E_2}{E_1}$	—	1.61	—	—	1.56	1.00	—	1.00
Исп. Кас. E_1	0.81	—	0.74	1.09	—	—	1.00	0.42
» E^2	1.39	—	0.93	1.19	—	—	1.00	0.42
» $\frac{E^2}{E_1}$	1.71	—	1.26	1.09	—	—	1.00	1.00

Табл. 4 показывает, что действительно повышение цветовой чувствительности под влиянием звука наблюдается лишь по отношению к световым лучам с длиной волны короче 520 mμ, т. е. только там, где функционирует синеощущающий аппарат глаза. Тем самым гипотеза о «совпадении» кривых R и G у девтеранопов находит себе подтверждение и в данных наших опытов.

Вместе с тем следует заметить, что для герингговской концепции цветного зрения картина, рисуемая табл. 4, является, напротив, новым

затруднением. Ведь у девтеранопов, по Герингу, не функционирует красно-зеленоощущающая субстанция, желто-синеощущающая же субстанция у них сохраняется ([13]). Тогда оранжево-желтый участок спектра и у дихроматов должен иметь под собой возбуждение «желтоощущающего» вещества глаза. Данные же, касающиеся изменения цветовой чувствительности глаза звуком, полученные нами в опытах с нормально видящими лицами, должны говорить за то, что чувствительность этого желтоощущающего вещества звуком понижается, как и чувствительность красноощущающего вещества. А тогда, значит, у девтеранопов тоже мы должны были бы наблюдать угнетающее действие звука на цветовую чувствительность в оранжево-желтом участке спектра, поскольку желтоощущающее вещество, по Герингу, у них цветовой слепотой не затрагивается. На самом же деле мы этого не наблюдали: чувствительность для 580 и 590 mμ у обоих наших испытуемых оставалась без изменений. Следовательно, затруднительно думать, что «желтоощущающее вещество» имеет самостоятельное существование, как того требует гипотеза Геринга.

Заметим еще, что применение метода побочного звукового раздражения при определении цветовой чувствительности у цветнослепых может помочь нам и при построении кривой «синего» (B) основного возбуждения глаза. Ведь повышение цветовой чувствительности при звуке будет обусловливаться здесь исключительно лишь компонентом B — возбуждения.

c) Изменение уравнения Рэлéя под влиянием звукового раздражения

Из всего вышеописанного следует, что под влиянием звука цветовая чувствительность в длинноволновом участке спектра снижается. Таким образом под влиянием звука происходит «перестройка» нашего цветного зрения в направлении к протаномалии. Естественно было ожидать, что такого рода «перестройка» сможет быть констатирована и на изменениях так называемого уравнения Рэлея ([14]), устанавливаемого испытуемыми на аномалоскопе Нагеля. С целью экспериментальной проверки подобного ожидания нами и был поставлен дополнительный ряд опытов. Испытуемым предлагалось найти на аномалоскопе Нагеля такое соотношение смешиваемых красных и зеленых лучей (соответствующих линиям лития и таллия), которое бы давало цвет, вполне тождественный с монохроматическим желтым линии натрия, 589 mμ.

Опыты производились с соблюдением хорошей световой адаптации глаз испытуемых, со средней диафрагмой аппарата для поля зрения. Изменение левого винта прибора, меняющего пропорцию красных и зеленых лучей в смеси, обычно производил экспериментатор. При этом исходным положением бралось поочередно то отношение, кажу-

щееся слишком красным, то отношение, кажущееся слишком зеленым. Брались обычно каждый раз 8 установок, из коих и вычислялось среднее значение. После 8 установок без звука испытуемому предлагалось дать 8 установок при звуке. Звук подводился посредством телефонных трубок к обоим ушам испытуемого. Источником звука служил камертонный генератор с высотой тона в 800 Hz, средней силы. Минут через шесть после прекращения звука испытуемым предлагалось сделать еще несколько установок без звука. Данные этих установок являлись контрольными. Эксперименты были произведены над 16 лицами, обладавшими нормальным цветоощущением. Полученные результаты показаны ниже в табл. 5.

В таблице приведены средние из данных всех 16 испытуемых лиц. Цифры показывают отношение количества зеленого компонента к красному $\left(\text{т. е. отношение } \frac{Tl}{Li}\right)$, устанавливаемое для равенства результирующего цвета смеси с монохроматическим желтым. При этом отношение $\frac{Tl}{Li}$, найденное в отсутствие звука, принято условно за единицу.

Таблица 5

	Без звука	При звуке	Через 6 минут после прекращения звука
$\frac{Tl}{Li}$	1.00	0.84 ± 0.07	0.98 ± 0.02

Итак, мы видим, что при воздействии звука испытуемые действительно берут в смеси относительно больше красного, поступая подобно протаномалам.

Заключение

Факт обратного изменения цветовой чувствительности под влиянием звука для красно- и для сине- и зеленоощущающих аппаратов глаза говорит за антагонистичность физиологических процессов, лежащих в их основе. Вскрыть ближе природу этих процессов, равно как и их место в нашей нервной системе, есть дело дальнейших исследований.

Практическим выводом из всего изложенного может явиться искусственное повышение звуком чувствительности глаза по отношению к коротковолновым лучам спектра. Вместе с тем выясняется и то, что нормы видимости красных сигналов должны иметь известную поправку (запас) на ухудшение заметности длинноволновых лучей спектра при одновременном слуховом раздражении.

Выводы

1. Звуковые раздражения (с частотой в 2100 Hz, высокого уровня громкости) снижают световую чувствительность палочкового аппарата глаза.

2. Цветовая чувствительность колбочкового аппарата глаза под влиянием одновременного звука (с частотами 2100, 870 и 800 Hz, высокого уровня громкости) для коротковолновых лучей спектра повышается, для длинноволновых, наоборот, снижается.

3. Максимум повышающего цветовую чувствительность действия звука приходится на участок около 520—530 mμ; максимум снижающего цветовую чувствительность действия звука падает на область около 580—600 mμ.

4. Можно предположить, что звук повышает возбудимость зелено- (G) и сине- (B) ощущающих аппаратов глаза и снижает возбудимость его красно- (R) ощущающего аппарата.

5. Вычисленная по кривым основных возбуждений глаза разность ординат $(G + 0.1\,B) - R$ дает кривую, весьма сходную с опытно наблюденной кривой изменяемости цветовой чувствительности глаза звуком по отношению к лучам разной длины волны.

6. Вышеописанное изменение световой чувствительности звуком дает новую возможность выяснения некоторых специальных вопросов физиологии цветного зрения.

7. Цветовая чувствительность девтеранопов при воздействии звука обнаруживает лишь повышение к сине-фиолетовым лучам спектра.

8. Уравнение Рэлея, устанавливаемое лицами с нормальным цветоощущением, под влиянием звука сдвигается в сторону протаномалии.

9. Факт снижения звуком цветовой чувствительности к красным, лучам заставляет пересмотреть нормы видимости красных сигналов установленные в условиях отсутствия слуховых раздражений.

10. Обратный характер изменения цветовой чувствительности звуком в области красно-желтых и в области зелено-синих цветов спектра говорит за то, что в основе красно- и зелено-синеощущающих аппаратов глаза лежат процессы антагонистические.

Лаборатория физиологической оптики
Института офтальмологии им. Гельмгольца.
Москва.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Thomasius Bartholinus, De luce hominum et bruttorum Hafniae, 1669. Цит. по Hartmann G. W., Journ. Exper. Psychol., vol. 17, № 6, 1934.
[2] Urbantschitsch V., Pflügers Archiv, Bd. 42, 1888.
[3] Tanner A. and Anderson K., Psychol. Review, vol. 3, № 4, 1896.
[4] Лазарев П. П. и Павлова И. Х., Доклады Академии Наук СССР, № 18 А, 1927.

[5] Кравков С. В., Журнал прикладной физики, т. 7, 1930; Kravkov S. W., Graefes Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 129, 1933; Kravkov S. W., Graefes Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 132, 1934; Кравков С. В., Физиологический журнал СССР, т. 19, 1935.
[6] Hartmann G., Journ. Exper. Psychology, vol. 16, 1933.
[7] Яковлев П. А., Сборн. «Зрительные ощущения и восприятия», стр. 127, М., 1935.
[8] Schiller P., Zeitschr. f. Psychologie, Bd. 125, 1932.
[9] Федоров Н. Т. и Федорова В. П., Известия Академии Наук СССР, стр. 1431, 1935.
[10] König A., Gesammelte Abhandlungen zur Physiologischen Optik, S. 318, Leipzig, 1903.
[11] Ischihara S., Tests for colour-blindness, Tokyo, 5 ed.
[12] Рабкин Е. Б., Полихроматические таблицы для исследования цветоощущения, Киев — Харьков, 1936.
[13] Статья Hering'a E. в Mueller-Pouillet Lehrbuch der Physik, 9 Aufl., Bd. 2, 1897; Brückner A., Zeitschr. d. Sinnesphysiologie, Bd. 58, 1927.
[14] Rayleigh, Nature, vol. 25, p. 64, 1881.

S. W. KRAVKOV. INFLUENCE DES EXCITATIONS AUDITIVES SUR LA SENSIBILITÉ LUMINEUSE ET CHROMATIQUE DE NOTRE OEIL

RÉSUMÉ

1. Des excitations auditives d'une fréquence de 2100 Herz (Hz), d'une intensité assez forte diminuent la sensibilité lumineuse de la vision périphérique.

2. Sous l'action simultanée d'un son (fréquence 2100, 870 et 800 Hz, d'une intensité assez forte), la sensibilité chromatique de l'appareil des cones de notre oeil augmente pour les rayons plus réfrangibles (vert, bleu) et diminue pour les rayons moins réfrangibles (rouge, jaune).

3. L'augmentation de la sensibilité chromatique sous l'influence d'un son est la plus marquée pour les rayons 520—530 mμ la réducation de la sensibilité chromatique est la plus considérable pour les rayons 580—600 mμ.

4. On pourra supposer qu'un stimulus auditif renforce l'excitabilité des appareils «vert» (G) et «bleu» (B) de notre oeil et réduit l'excitabilité de «rouge» (R).

5. La différence $(G + 0.1\,B) - R$, calculée d'après les courbes des excitations fondamentales de notre oeil, correspond à une courbe assez pareille à la courbe des alternations de la sensibilité chromatique établie expérimentalement.

6. Les alternations de la sensibilité chromatique produites par des stimulus acoustiques, nous offrent quelques nouvelles possibilités quant à l'investigation de la physiologie de la vision des couleurs.

7. La sensibilité chromatique des deutéranopes sous l'action d'un son ne fait preuve d'une augmentation que dans la partie bleue-violette du spectre.

8. L'équation de Rayleigh change sous l'influence d'un son dans la direction de la protanomalie.

9. Vu que la sensibilité chromatique pour le rouge diminue sous l'action d'un stimulus acoustique, les normes ayant trait aux signaux rouges doivent être revues.

10. Le fait de l'existence d'une réaction opposée des appareils «vert-bleu» et «rouge» de notre oeil à l'action d'un excitateur acoustique, nous donne lieu à supposer l'existence d'un antagonisme entre les processus physiologiques déterminant de fonctionnement des appareils «rouge», d'un coté, et «bleu» et «vert» de l'autre.

Laboratoire d'Optique Physiologique.
Institut d'Ophthalmologie Helmholtz à Moscou.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Р. А. БАРИНОВА

ДИНАМИКА УГЛЕВОДНО-КОЛЛОИДНОГО КОМПЛЕКСА КАК ФАКТОР ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Целью данной работы было выявить те физико-химические изменения, которые происходят в растении под влиянием факторов внешней среды, слагающихся в явление засухи.

Регулируемым фактором в этих опытах была влажность почвы, произвольно изменяемая.

Произведены наблюдения над динамикой сахаров, белка и коллоидов корня и листа сахарной свеклы и над вязкостью и поверхностным натяжением клеточного сока тех же органов в связи со снижением влажности почвы и восстановлением водоснабжения растения.

Результаты дают материал, позволяющий составить определенную картину динамики указанных факторов и увязать ее с возникновением ксероморфной структуры растений засушливых местообитаний и явлением закаливания по отношению к засухе.

Внутренними факторами засухоустойчивости признается накопление в растении веществ, защищающих плазму от коагуляции и способных удерживать воду, предотвращая высыхание клеток при недостаточном водоснабжении.

Водоудерживающая способность растений может обусловливаться и структурными особенностями, а также и коллоидальными свойствами протоплазмы.

Изучение концентрации клеточного сока и накопления в нем защитных веществ выявило повышение осмотического давления в клетках растений засушливых местообитаний. Одним из защитных факторов, по исследованиям школы Максимова, признается инверсия сахаров, происходящая в клетке при временном снижении водоснабжения.

Ньютон ([30, 31]) и Гортнер ([5]) признают одним из факторов засухоустойчивости обогащение клетки гидрофильными коллоидами.

Ильин рассматривает накопление защитных веществ, того или иного характера, в клетке как осмотически действующий фактор, предохраняющий плазму от разрыва, происходящего при деформации клетки при потере тургора и быстром обезвоживании.

Мотес ([27]) считает, что способность растений экономно расходовать свои запасы, при наступлении неблагоприятных условий водоснабжения, является решающей в вопросе засухоустойчивости.

В настоящей работе проведено исследование динамики сахаров, белков и коллоидов в корнях и листьях сахарной свеклы и вязкости поверхностного натяжения клеточного сока тех же органов перед снижением влажности почвы, при различных стадиях завядания и после полива. Опыт проведен в вегетационных условиях, в 2 сериях.

Соответственно воззрениям ряда физиологов [Заленского ([8, 9]), Максимова ([20]), Ильина ([11])], находивших повышенное осмотическое давление у ксерофитов, это повышение происходит вследствие накопления в клеточном соке осмотически действующих веществ. Повышающими осмотическое давление веществами признавались главным образом сахара, в крайних случаях вредного действия почвенной засухи могли быть продукты гидролиза белка. Положительное влияние повышенного осмотического давления предполагалось в том, что силами его удерживается вода, являющаяся дефицитной в клетке, точнее в ее вакуоли, и этим предохраняется клетка от гибели вследствие обезвоживания плазмы.

По существу к этому же сводится и представление Ильина ([13]) видящего положительную сторону повышения осмотического давления в предохранении клетки от быстрой деформации плазматического мешка при недостатке воды, влекущей за собой плазмолиз и непоправимые повреждения плазмы вследствие ее разрыва.

В соответствии с этими представлениями следовало ожидать, что в таком засухоустойчивом растении, как свекла, которое к тому же является одним из главнейших сахаронакопляющих растений, сахар должен играть немаловажную роль, как защитный фактор при завядании вследствие недостатка влаги в почве.

В агрономической оценке сахарная свекла является более засухоустойчивой, чем кормовая, и содержанием сахара она богаче кормовой, количеством же белка беднее последней (Прянишников Д. Н.).

По анатомо-физиологическим исследованиям рас свеклы Колкунова ([15]) мелкие корни всегда давали более устойчивый урожай в засушливые годы по сравнению с крупными. У первых анатомические признаки ксероморфности выражены значительно сильнее их мелкоклетностью и утолщенными стенками, что в свое время было отмечено Заленским ([8]) как фактор засухоустойчивости, развивающийся при неблагоприятных условиях водоснабжения.

Исходя из вышеизложенного, следовало ожидать, что при недостатке почвенной влаги в свекле, прежде всего в листьях, будут происходить процессы накопления сахара, которые повлекут за собой повышение осмотического давления клеточного сока, а последнее послужит защитой против вредного обезвоживания клетки.

В отношении процесса ассимиляции большинство наблюдений говорит о снижении энергии его при обезвоживании клеток. Сильное угнетение фотосинтеза при завядании наблюдал и Ильин ([12]), работая в степях Воронежской губ.

Приводимая ниже таблица показывает, что при различных степенях завядания в свекле происходит снижение содержания сахара как в листве, так и в корнях, в сравнении с содержанием его в соответствующих контрольных пробах.

Результаты исследования представлены в табл. 1.

Таблица 1

Содержание сахара в процентах к сухому веществу по стадиям завядания

№ по порядку	Состояние растений	Лист		Корень	
		опыт	контроль	опыт	контроль
		Серия I			
1	Предварительная проба	—	4.75	—	66.30
2	Временное завядание	13.35	17.59	57.36	68.21
3	Длительное завядание I	10.42	15.85	57.31	66.71
4	» » II	14.54	23.84	63.81	63.97
5	По восстановлении	24.05	19.06	64.34	62.64
6	» » через 7 дней	25.75	24.80	72.99	69.89
		Серия II			
1	Предварительная проба	—	15.96	—	66.71
2	Временное завядание	13.04	25.36	67.60	68.97
3	Длительное завядание начало	20.48	19.29	72.36	72.30
4	» » через 7 дней	9.47	23.85	60.38	63.97
5	По восстановлении	21.44	19.06	67.79	63.92

Общий характер изменений направлен к снижению процента сахара при завядании, при этом в листе, который в большей степени подвергается влиянию атмосферных факторов, изменения значительно более глубоки, чем в корне. Следует также отметить, что снижение процента сахара в листьях опытных растений тем больше, чем глубже стадия завядания. В пробах 2, 3, 4-й серии I произошло снижение соответственно на 4, 5 и 9%. В пробе 4-й серии II, которая взята через 7 дней после наступления ясных признаков потери тургора листьями, снижение содержания сахара достигает 14%. Не менее значительное колебание в содержании сахара в корне при завядании I серии; в пробах 2, 3, 4-й оно достигает примерно 10%. В серии II эти колебания менее значительны, что я склонна объяснить меньшим напряжением метеорологических факторов, при которых происходило завядание растений серии II. После полива опытных растений и по восстановлении тургора содержание сахара

в опытных растениях оказалось выше, чем в контрольных, как в корне, так и в листе; это видно из цифр проб 5-х I и II серии, а через неделю после восстановления тургора (проба 6-я серии I) этот взлет кривой в значительной степени сглаживается. Повышение процента сахара находит свое объяснение в повышении ассимиляционной деятельности растений, подвергавшихся влиянию временного недостатка воды и затем попавших в условия достаточного водоснабжения; повышение это отмечено в работах Бриллиант ([2]), Удольской ([37]), Новикова ([29]) и Зайцевой ([10]). Энергия фотосинтеза, повышающаяся вслед за поливом, затем постепенно падает, достигая величины ее у контрольных растений.

Но если накопление сахара при недостатке воды не происходило, то участие его в повышении осмотического давления клеточного сока могло выразиться инверсией сахарозы до моносахаров, вследствие чего количество молекул в растворе увеличится вдвое, а следовательно, повысится и осмотическое давление. Явление инверсии сахаров при завядании пшеницы наблюдалось Васильевым, определявшим превращение углеводов под влиянием засухи.

Табл. 2 показывает динамику моносахаров в свекле при завядании.

Таблица 2

Процент глюкозы к общему содержанию сахаров при завядании

№ по порядку	Состояние растений	Лист		Корень	
		опыт	контроль	опыт	контроль
		Серия I			
1	Предварительная проба	—	71.1	—	8.00
2	Временное завядание	78.8	69.8	2.30	5.47
3	Длительное завядание I	51.7	68.6	1.69	1.68
4	» » II	58.2	66.5	2.71	5.26
5	По восстановлении	71.1	57.7	5.34	4.18
6	» » через 7 дней . . .	64.97	53.7	3.93	4.08
		Серия II			
1	Предварительная проба	—	68.6	—	1.68
2	Временное завядание	58.5	61.3	4.22	3.25
3	Длительное завядание начало	64.1	64.7	4.38	4.89
4	» » через 7 дней . .	65.5	66.5	—	3.26
5	По восстановлении	64.6	57.7	3.91	7.87

Приведенные данные указывают на снижение процента моносахаров при завядании как в корне, так и в листьях. Исключение составляет только лист пробы 2-й серии I и корень пробы 2-й серии II. После возвращения в нормальные условия водоснабжения происходит обратное явление — значительное повышение удельного ве-

са моносахаров в общем количестве сахара. В последующий период, как это видно из последней пробы серии I, этот скачок сглаживается.

Таким образом увеличения содержания моносахаров не происходило, следовательно, защитная роль сахара при завядании повышением осмотического давления, вследствие инверсии сахара, которая принимается рядом авторов, работавших по вопросам засухо- и морозостойкости, в данном случае не нашла подтверждения. Снижение содержания углеводов и моносахаридов, в частности, могло произойти за счет расхода их при завядании, вследствие усиления энергии дыхания, которое наблюдал Ильин у степных растений. Поэтому небезынтересно было попытаться выяснить, что происходит с белковым комплексом: затрагивается ли он в свекле неблагоприятными условиями водоснабжения, или сохраняется постоянным. Проведенный анализ на содержание белкового азота по различным вариантам завядания и контрольным пробам дал несколько неожиданные результаты. Оказалось, что в свекле при недостаточном водоснабжении не только не происходит распада белков, но, наоборот, происходит даже некоторое, правда небольшое, увеличение количества белкового азота, что видно из табл. 3.

Таблица 3

Белковый азот при завядании в процентах к абсолютно сухому веществу

№ по порядку	Состояние растений	Лист		Корень	
		опыт	контроль	опыт	контроль
		Серия I			
1	Предварительная проба	—	1.08	—	0.37
2	Временное завядание	1.23	1.03	0.40	0.31
3	Длительное завядание I	1.41	1.01	0.41	0.31
4	» » II	1.51	1.11	0.37	0.37
5	По восстановлении тургора	1.01	1.06	0.27	0.28
6	» » через 7 дней	1.002	1.13	0.45	0.42
		Серия II			
1	Предварительная проба	—	1.01	—	0.31
2	Временное завядание	1.23	1.12	0.39	0.32
3	Длительное завядание начало	1.20	1.27	0.34	0.33
4	» » через 7 дней	1.37	1.29	0.37	0.35
5	По восстановлении	—	—	0.38	0.37

Особенно заметное увеличение процента белкового азота отмечено при временном и длительном завядании растений I серии как в листе, так и в корне, которое происходило в период большего напряжения метеорологических факторов — высокой температуры воздуха и большей сухости его. При меньшем напряжении указан-

ных факторов, как это имело место во II серии, повышение процента азота не наблюдалось. По восстановлении тургора происходит снижение процента белкового азота в листьях до величины контрольной пробы, или даже ниже, что отмечено в пробе 6-й серии I. В корне же количество белкового азота сохраняется близким к содержанию его в параллельных контрольных пробах.

Однако прирост содержания белкового азота не настолько значителен, чтобы можно было полагать, что снижение количества сахаров является результатом усиленного синтеза белков при завядании.

Наблюдавшееся Ильиным повышение энергии дыхания при завядании не получило подтверждения у ряда последующих авторов, да и предшественники его отмечали снижение энергии дыхания при завядании.

Мейер и Плантефоль ([26]), Шефер ([40]), Мотес ([27]) единодушно указывают, что при потере воды растение снижает энергию дыхания.

Хлебникова ([38]) указывает, что полив плодовых деревьев повышал энергию дыхания почти вдвое. Зайцева ([10]), определяя влияние периодического завядания и полива на энергию дыхания и фотосинтеза, также наблюдала связь между содержанием воды в листе и его энергией дыхания, — чем больше воды в растении, тем выше оказывалась энергия дыхания.

Определение гидрофильных коллоидов намечено было в связи с уже приведенным взглядом на них, как на факторы засухоустойчивости.

Назначение коллоидов усматривалось в удержании воды в клетках поверхностью диспергированных мицелл. Проведенное определение содержания коллоидов в листьях и корнях выявило накопление их при завядании. Несмотря на то, что содержание коллоидов как в корне, так и в листе оказалось величиной весьма подвижной, все же картина динамики, при недостатке воды в почве и последующем поливе, получена вполне четкая, что можно видеть из табл. 4.

Увеличение количества коллоидов при завядании ярко выражено в данных, характеризующих содержание их в листе.

После полива, по восстановлении тургора, происходит особенно резкий скачок вверх, который в последующий период в значительной мере сглаживается. В корне, помимо проб 2, 3-й серии I, значительных колебаний содержания коллоидов не наблюдается. Эти более резкие изменения должны быть объяснены значительным напряжением метеорологических элементов.

Такое соотношение углеводного, белкового и коллоидного комплекса заставляет предположить, что при завядании в растении происходит уплотнение растворимых углеводов до коллоидного состояния. Значительное превышение количества коллоидов, в сравнении

Таблица 4

Динамика коллоидов при завядании в процентах к абсолютно сухому веществу

№ по порядку	Состояние растений	Лист		Корень	
		опыт	контроль	опыт	контроль
		Серия I			
1	Предварительная проба	—	15.5	—	4.9
2	Временное завядание	17.6	17.0	6.0	3.88
3	Длительное завядание I	19.72	15.2	6.9	4.83
4	» » II	17.65	13.62	4.52	4.34
5	По восстановлении	21.2	6.68	3.98	3.96
6	» » через 7 дней	16.4	13.05	8.47	8.25
		Серия II			
1	Предварительная проба	—	15.2	—	4.83
2	Временное завядание	19.0	18.0	4.80	4.5
3	Длительное завядание начало	17.9	16.8	4.96	4.08
4	» через 7 дней	17.6	13.62	3.35	4.34
5	По восстановлении	29.2	6.68	3.74	3.96

с общим содержанием белка, дает основание считать, что коллоиды, определяемые нами, имеют далеко не только белковый характер, но и, главным образом, углеводный. Коллоидным веществом углеводного порядка в свекле является пектин, содержание которого в мякоти корня достигает 50%. Он состоит из арабана и кальциево-магниевой соли пектиновой кислоты. Превращение глюкозы в пентозу происходит под влиянием энзимов [Садиков ([34])].

Растворимая часть пектина должна экстрагироваться при диффузии по методу Думанского.

Таким образом можно представить себе следующий процесс, происходящий под влиянием завядания: моносахара уплотняются до дисахаров, что приводит к снижению процента их по отношению к общему содержанию сахара при завядании; дисахара уплотняются в полисахариды — пектин, отдавая освобождающуюся при этом воду жизнедеятельным клеткам. Часть коллоидов (пектина) при недостатке воды переходит в нерастворимое состояние, откладываясь на целлюлозных стенках клетки и являясь источником утолщения их, которые наблюдали в ряде анатомо-физиологических исследований Риппель, Губер, Колкунов, Александров. Наличие утолщенных клеточных стенок у растений засушливых местообитаний дало основание авторам разделять растения на ксерофильные и мезофильные типы, в зависимости от строения их анатомических элементов. Анатомически ксерофильный тип отличается мелкоклетностью и утолщенными клеточными стенками. Причиной мелкоклетности является водный дефицит или ограниченность водных запасов в стадии растя-

жения при росте клеток. Источником утолщений клеточных стенок, поскольку с химической стороны они имеют углеводный характер, прежде всего является отложение углеводов, имеющихся в клетке.

Такое отложение представляет не только расточительство пластической массы, но имеет свое положительное значение в деле выработки устойчивости к неблагоприятным условиям водоснабжения, чего я коснусь ниже.

Обратимся сейчас к рассмотрению результатов, полученных при определении вязкости клеточного сока.

На повышение вязкости коллоидного раствора влияет или увеличение количества мицелл, или укрупнение самой мицеллы. При этом наличие в растворе небольшого количества крупных мицелл в большей степени повышает вязкость, чем увеличение количества мелких мицелл [Липатов ([19])].

Клеточный сок мы можем рассматривать как сложную систему, в которой находятся в растворенном состоянии коллоиды как углеводного, так и белкового характера, различные формы сахаров и зольные элементы.

По данным Штаудингера ([39]), различные формы сахаров обладают приблизительно одинаковой удельной вязкостью, при одинаковой процентной концентрации, несмотря на то, что количество молекул в растворах моносахаров почти вдвое превышает количество их в растворах дисахаров. Я не склонна игнорировать влияние ионов солей, растворенных в клеточном соке, на сольватацию золей, но необходимо учесть опыт Кокиной ([14]) по изучению влияния влажности на транспирацию растений, которая показала, что снижение содержания влаги в почве до критического пункта не влияет на интенсивность транспирации. Критическим пунктом является израсходование всей доступной растению воды до пределов, близких к удвоенной гигроскопичности почвы, — момент, с которого наступает длительное завядание растений. Таким образом к моменту длительного завядания условия поступления зольных элементов из почвы у растений опытных и контрольных должны быть одинаковы. Отклонимся пока от коагулирующих свойств электролитов, так как речь идет о степени завядания свеклы, выросшей по одинаковому минеральному фону.

Возвращаясь к вопросу о влиянии сахара на вязкость коллоидного раствора, следует отметить работу Гликмана ([6]) с пектиновыми студнями, который приходит к выводу, что присутствие сахара в коллоидном растворе выявляется не химическим взаимодействием между пектином и сахаром, а тем, что, будучи растворенным в дисперсионной среде, переводит воду из ассоциированного состояния с мицеллой коллоида в раствор.

Наличие сахара ограничивает набухание пектинового студня, а снижение количества его должно увеличивать способность к набуханию коллоидов.

Химический характер коллоидов в свекле мы не определяли, литературные данные автору также не известны. Предположим, что увеличение общего количества белков при завядании отразится и на увеличении их растворимой фракции, тем более, что в свекле белки представлены главным образом альбуминами. Проследим изменение вязкости клеточного сока по различным стадиям завядания. Результаты представлены в табл. 5.

Таблица 5

Вязкость клеточного сока при завядании (относительная)

№ по порядку	Состояние растений	Лист		Корень	
		опыт	контроль	опыт	контроль
		Серия I			
1	Предварительная проба	—	1.983	—	3.312
2	Временное завядание	1.976	—	3.215	—
3	Длительное завядание I	1.937	1.908	3.222	3.031
4	» » II	1.891	1.928	3.313	3.018
5	По восстановлении	1.779	1.912	3.362	3.788
6	» » через 7 дней	—	1.838	3.237	3.159
		Серия II			
1	Предварительная проба	—	1.937	—	3.222
2	Временное завядание	1.832	1.879	3.912	4.104
3	Длительное завядание начало	1.977	2.541	3.499	3.871
4	» » через 7 дней	2.017	1.928	3.726	3.018
5	По восстановлении	1.573	1.912	3.430	3.788

Прежде всего бросается в глаза то обстоятельство, что увеличение относительной вязкости при завядании наблюдается далеко не всегда; наоборот, во многих случаях происходит снижение ее в соке завядших растений в сравнении с контрольными, одновременно взятыми пробами. Вязкость клеточного сока корня сахарной свеклы вообще примерно вдвое выше, чем сока листьев, вследствие высокого содержания сахара в клеточном соке корня, создающего высокую концентрацию дисперсионной среды, в которой находится коллоидально-диспергированная фаза.

Учитывая то обстоятельство, что количество коллоидов при завядании увеличивается, это снижение вязкости можно объяснить только меньшими размерами коллоидальных мицелл. Отождествлять коллоиды диффузионного сока с коллоидами клеточного сока мне позволяют те предварительные анализы по определению коллоидов в диффузионном и клеточном соке, которые в небольшом объеме

для ориентировочных целей были проведены и показали совпадение цифр, полученных тем и другим способом. Это позволяет считать, что при строгом соблюдении указаний о необходимой для диффузии температуре происходит диффузия золей коллоидов, находящихся в клеточном соке, и не затрагивается часть пектина, уже перешедшего в нерастворимое состояние.

Если мы станем сравнивать таблицу динамики коллоидов с данными динамики вязкости, то намечается интересная особенность. В обеих предварительных пробах листьев серии I и II, при переходе от предварительной пробы к временному завяданию, наряду с увеличением количества коллоидов вязкость падает. Понижена она и в сравнении с вязкостью клеточного сока параллельной пробы. Такое же явление наблюдается и в соответствующих пробах корня I серии. Во II серии в отношении корня картина обратная — снижение содержания коллоидов и повышение вязкости при переходе от предварительной пробы к временному завяданию остаются сниженными в сравнении с параллельной контрольной пробой. Необходимо также отметить весьма значительное повышение вязкости клеточного сока листа и корня в пробе 4-й серии II, которая взята в состоянии глубокого длительного завядания, через 7 дней после появления ясных признаков завядания.

Определение поверхностного натяжения клеточного сока обнаруживает, что наряду со снижением вязкости сока у завядших растений происходит, хотя и незначительное во многих случаях, снижение и поверхностного натяжения.

Таблица 6

Поверхностное натяжение клеточного сока при завядании (в динах на кв. см)

№ по пор.	Состояние растений	Лист		Корень	
		опыт	контроль	опыт	контроль
		Серия I			
1	Предварительная проба	—	56.49	—	66.86
2	Время завядания	58.99	59.94	70.15	71.86
3	Длительность завядания I	60.90	60.86	78.28	77.15
4	» » II	60.85	63.47	68.65	69.82
5	По восстановлении тургора	58.72	61.47	70.36	71.07
6	» » через 7 дней	58.38	51.22	68.81	66.80
		Серия II			
1	Предварительная проба	—	60.90	—	78.28
2	Временное завядание	66.49	67.87	72.88	73.00
3	Длительное завядание начало	54.27	54.81	64.86	66.42
4	» » через 7 дней	60.71	64.46	70.67	69.82
5	По восстановлении	61.47	61.47	70.36	71.07

Так как дисперсной средой является все же вода, обладающая весьма значительным поверхностным натяжением, прибавление к ней растворимых веществ ведет к понижению ее поверхностного натяжения. В данном случае наличие коллоидов снижает поверхностное натяжение дисперсионной среды — воды, и оно становится тем меньше, чем больше в клеточном соке коллоидов. Вследствие этого поверхностное натяжение клеточного сока листьев ниже, чем сока корня. Накопление коллоидов при завядании, которое обнаружено непосредственным анализом, должно было повлечь за собой снижение поверхностного натяжения в опытных пробах в более значительных размерах, чем наблюдаемые. Это наталкивает на мысль об отрицательной адсорбции их, или, вернее, о снижении положительной адсорбции, иначе говоря, воды на поверхности мицеллы. Так как органические соединения, имеющие длинные углеводные цепи, проявляют наибольшую поверхностную активность, т. е. сильнее изменяют поверхностное натяжение воды в сторону ее снижения, и в гомологических рядах поверхностная активность растет с увеличением числа углеродных атомов [Кройт ([16])]. Это дает право говорить о накоплении, при завядании, коллоидов с меньшим количеством углеродных атомов. Провал кривой поверхностного натяжения пробы 4-й листа в серии II указывает на неправильность предположения, что в этом случае происходит укрупнение мицеллы, но вполне объясним количеством накопленных коллоидов, которое получено при непосредственном определении последних. То же следует отметить и в отношении пробы 4-й серии I.

Возвращаясь к цифровым данным, полученным из анализа различными методами, необходимо помнить, что они отражают процессы, протекающие в растениях под влиянием внешних условий, одно из которых, влажность почвы, нами произвольно регулируется, все другие одинаковы для растений опытных и контрольных. То или иное состояние внутренних факторов растения является результатом процесса на той стадии, на которой мы его застаем в момент взятия пробы. Процессы, протекающие в растении под влиянием недостатка почвенной влаги, мне представляются следующим образом: благодаря ослаблению подачи воды в клетку наступает некоторое обеднение насыщения ее, вследствие чего происходит повышение осмотического давления клеточного сока. Повышение осмотического давления, особенно вследствие ее пересыщения моносахарами, служит препятствием к дальнейшему накоплению углеводов, что наблюдали Курсанов и Казакова ([17]) при искусственном насыщении свеклы различными сахарами.

Депрессию процесса фотосинтеза при обезвоживании клеток наблюдали Бриллиант у плюща, Зайцева у пшеницы. Однако у сахарной свеклы Курсанову, Благовещенскому и Казаковой ([18]) удалось

отметить повышение энергии ассимиляции в условиях недостаточного водоснабжения. Процесс синтеза углеводов происходит с присоединением частиц воды. Уплотнение уже имеющихся углеводов моносахаров в дисахара, а последних в полисахариды освобождает частицы воды, которые могут быть использованы в новом синтезе углеводов. Происходит как бы мобилизация внутренних водных ресурсов, которой можно объяснить повышение энергии фотосинтеза у свеклы, явление, подмеченное указанными авторами. Уплотнение сахаров до полисахаридов, которые у свеклы представлены главным образом пектином, приводит к отложению последних на клеточных стенках и образованию их утолщений, создающих толстостенную микроструктуру,— один из элементов ксероморфного характера строения растений.

Положительная сторона вторичных утолщений клеточных стенок, вследствие отложения пектина, состоит в том, что последний, являясь коллоидом и образуя прослойки между клетками, способствует внутреннему распределению воды и быстрой подаче ее к местам с наибольшим дефицитом влаги в клетках, а также смягчает резкость влияния падения упругости водяного пара в межклетниках при сильно иссушающем действии внешних атмосферных факторов, которые, вместе с недостатком влаги в почве, создают явление засухи.

Помимо того, возможна связь динамики коллоидов с регулированием перегревания растений. Наумов ([25]) указывает, что одни коллоиды при набухании имеют свойство поглощать тепло, а при обезвоживании выделять его, а другие — наоборот.

Обычно почвенная засуха связана с высокой инсоляцией; возможно, что пектиновые вещества играют роль температурного буфера.

Указанная способность к полимеризации углеводов в растении не является необратимой. Значительное увеличение общей сахаристости и процента глюкозы, в частности на следующее утро после полива, едва ли может быть объяснено одним повышением энергии ассимиляции, так как тургор в растении восстанавливается только за предшествующую ночь (пробы брались в 8—9 часов утра). Вместе с тем в первый период после восстановления тургора отмечено и весьма значительное повышение коллоидности, которое в последующий период приходит в норму, оставаясь близким к содержанию коллоидов в контрольных растениях. Этот подъем кривых содержания сахара и коллоидов вслед за поливкой получит объяснение, если мы примем, что восстановление водоснабжения в клетках вызывает растворение коллоидов и обратное направление процессов в отношении деполимеризации углеводов.

Обратный процесс — процесс диспергирования углеводов, повидимому, протекает не полностью, а оставляет после себя следы

ксероморфной структуры. Особенно сильно он должен сказаться на молодых растущих клетках, которые попадают в условия неблагоприятного водоснабжения в стадии растяжения. Эти клетки, вследствие ограниченного водоснабжения, получают слабое растяжение, остаются мелкоклетными. Мелкоклетность закрепляется утолщением клеточных стенок и сообщается вновь образующимся клеткам вышерастущих органов. Эта точка зрения, мне кажется, может объяснить явление закаливания, происходящее под влиянием временного недостатка влаги почвы и обнаруженное Тумановым.

Щепкиной ([41]) удалось под микроскопом наблюдать динамику коллоидов в клетках пустынных растений. Она подметила наличие значительных количеств коллоидальных веществ в тканях, особенно в листьях, в которых клетки эпидермиса сплошь наполнены веществом коллоидного характера с ясной примесью пектиновых веществ. Выдерживание среза в воде вызывало разбухание коллоидальной массы и заполнение ею полости клетки. В свежесрезанных растениях также обнаружено значительно разбухшее состояние коллоидальной массы.

Накопление коллоидов Щепкина рассматривает как результат воздействия внешних факторов, которые влияют в направлении изменения самой структуры растения, а следовательно, и физиологических функций, признавая его за защитный фактор от воздействия неблагоприятных условий среды. Основным положительным свойством коллоида для растений засушливых местообитаний является их способность к набуханию и водоотдаче. Наши данные позволяют рассматривать коллоиды в свекле и их динамику как фактор, определяющий высокую степень засухоустойчивости свеклы, выдерживающей длительное и далеко идущее обезвоживание тканей без потери жизнеспособности.

Выводы

1. При завядании свеклы происходит обеднение ее сахарами.

2. При завядании в свекле обнаружено повышение содержания белков.

3. Обеднение тканей водой влечет накопление гидрофильных коллоидов в листьях и корнях свеклы.

4. Относительная вязкость клеточного сока сахарной свеклы при различных степенях завядания не повышается.

5. Поверхностное натяжение не претерпевает значительного снижения.

6. Исследование динамики углеводного и белкового комплекса с учетом состояния коллоидов и вязкости поверхностного натяжения клеточного сока позволяет считать, что при завядании свеклы происходит уплотнение сахаров до коллоидального состояния. Воз-

можно, что часть их претерпевает необратимые изменения, выкристаллизовывается и является источником образования ксероморфной структуры, создаваемой временным недостатком водоснабжения. При возвращении растения в благоприятные условия водоснабжения коллоиды его сперва набухают, а затем частью растворяются, и содержание их и сахаров приходит к уровню содержания в растениях, все время развивавшихся при оптимальной влажности почвы.

7. Динамика гидрофильных коллоидов является одним из важных факторов засухоустойчивости свеклы.

В заключение выражаю искреннюю благодарность заведующему отделом Т. Т. Демиденко, под руководством которого проведена работа.

Воронежская областная опытная станция.
Отдел физиологии.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Александров В. Г. и Александрова О. Г., Научно-агрон. журнал, № 11, 1925.
[2] Бриллиант В. А., Изв. Гл. ботан. сада, вып. 1, 1925.
[3] Васильев И. М., Труды по прикланой бот., ген. и сел., т. XXII, вып. I, 1923.
[4] Васильев И. М., Труды по прикладной бот., ген. и сел., т. 25, вып. III, 1930.
[5] Гортнер Р., Основы биохимии, ч. I. Коллоиды, Ленинград, 1933.
[6] Гликман С. А., Журнал прикл. химии, т. IV, № 7—8, 1931.
[7] Губер Б., Berichte Bot. Gesell., 42, 1924.
[8] Заленский В. Р., Изв. Киев. о-ва Политехн. ин-та, год IV, кн. 1.
[9] Заленский В. Р., Протокол Киев. о-ва естествоиспытат., 50.
[10] Зайцева А. А., Изв. Академии Наук, № 1, 1935.
[11] Ильин В. С., Назарова П. и Островская Н., Изв. Росс. Академии Наук 1915.
[12] Ильин В. С., Изв. Росс. Академии Наук, 1913.
[13] Ильин В. С., Jahrb. f. wiss. Botanik, 66, 1927.
[14] Кокина С. И., Изв. Гл. ботан. сада, т. XXVI, 1925.
[15] Колкунов В. В., Изв. Киев. о-ва Политехн. ин-та, т. VII, кн. 1, 1907.
[16] Кройт Г. Р., Коллоиды, Ленинград, 1934.
[17] Курсанов А. Л. и Казакова М. Н., Сборник Биохим. сектора ЦИНС, т. I, вып. 12, 1933.
[18] Курсанов А. Л., Благовещенский В. и Казакова М., Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы, Отд. биологич., т. XXVII, вып. 2, 1933.
[19] Липатов С. М., Высокополимерные соединения, Гизлегпром, 1934.
[20] Максимов Н. А., Прилож. 26-е к Трудам по прикл. бот., ген. и сел., 1926.
[21] Максимов Н. А., Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XXIV, вып. 3, 1930.
[22] Максимов Н. А., Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XXII, вып. 1, 1929.
[23] Максимов Н. А., Диланян А. и Силикова А., Труды Тифл. бот. сада, т. XIX, 1907.
[24] Максимов Н. А. и Ломинадзе Т., Журн. Русск. бот. о-ва, № 1, 1916.
[25] Наумов В., Химия коллоидов, Москва, 1932.
[26] Мейер и Плантефоль, Acad. d. Sol. de Paris, t. 178, 1924.
[27] Мотес К., Berichte Bot. Gesell., 46, 1928.

[28] Мотес К., Flora, 28, 1933.
[29] Новиков В. А., Труды Комитета по ирригации, вып. III, изд. Акад. Наук, 1934.
[30] Ньютон Р., Journ. of Agr. Science, 14, 1922.
[31] Ньютон Р., Univ. of Alb. Research., Bull. № 1, 1924.
[32] Риппель А., Beih zum Bot. Centr., 1 Abt., 36, 1919.
[33] Роза И., Miss. Agr. Exp. Sta. Research., Bull. № 48, 1921.
[34] Садиков В. С., Курс биологической химии, Ленинград, 1935.
[35] Туманов И. И., Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XVI, вып. 4, 1926.
[36] Туманов И. И., Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XXII, вып. 1, 1929.
[37] Удольская, Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XXV, 1930—1931.
[38] Хлебникова, Труды Комитета по ирригации, вып. 3, изд. Акад. Наук, 1934.
[39] Штаудингер Г., Высокомолекулярные соединения, Ленинград, 1935.
[40] Шефер Е. Я., Изв. Сарат. гос. ин-та сельского х-ва и мелиорации, т. IV, 1928.
[41] Щепкина Т. В., Ботан. журн. СССР, т. XVIII, № 3, 1933.

R. A. BARINOWA. DIE DYNAMIK DES KOHLENHYDRAT-KOLLOIDALEN KOMPLEXES, ALS FAKTOR FÜR DIE WIDERSTANDSFÄHIGKEIT DER ZUCKERRÜBE GEGEN DIE DÜRRE

ZUSAMMENFASSUNG

In der Pflanze sammeln vorhandene Stoffe, die dazu geeignet sind, das Plasma vor Koagulierung zu schützen und zum Aufhalten des Wassers fähig sind, beugen der Austrocknung der Zellen vor. Als ein solcher beschützender Faktor wird die Zuckerinversion anerkannt. In der vorliegenden Arbeit wird eine Untersuchung der Dynamik, des Zuckers, des Eiweisses und der Kolloiden in den Wurzeln und Blättern der Zuckerrübe in verschiedenen Stadien des Verwelkens, sowie nach dem Begiessen, durchgeführt. Aus den Angaben des Verfassers ist zu ersehen, dass bei verschiedenen Verwelkungsgraden in der Zuckerrübe eine Herabsetzung des Zuckergehalts, sowohl in den Blättern als auch in den Wurzeln, stattfindet. Dieser Umstand beweist nach Meinung des Verfassers, dass die Schutzrolle des Zuckers keine Bekräftigung findet. Was den Eiweisskomplex betrifft, so findet in der Zuckerrübe bei ungenügender Wasserversorgung kein Abbau des Eiweisses statt. Im Gegenteil, werden sogar in geringem Masse die Eiweiss-Stickstoffs verwehrt. Immerhin ist die Steigerung des Gehalts an Eiweiss-Stickstoff nicht so bedeutend, dass man voraussetzen könnte, dass die Verminderung des Zuckergehalts eine Folge der gesteigerten Eiweiss-Synthese beim Verwelken sei.

Das gegenseitige Verhältnis des Kohlenhydrat-, Eiweiss- und Kolloid-Komplexes führt zu der Voraussetzung, dass in der Pflanze beim Welken eine Abdichtung der löslichen Kohlenhydrate bis zum kolloidalen Zustand vor sich geht. Die Verarmung der Gewebe durch Wasser zieht eine Ansammlung von hydrophylen Kolloiden in den Blättern und Wurzeln der Zuckerrübe nach sich.

Die Feststellung der Viskosität des Zellensaftes hat ergeben, dass die relative Viskosität des Zellensaftes der Zuckerrübe sich bei verschie-

denen Verwelkungsgraden nicht erhöht. Die Untersuchung der Dynamik der Kohlenhydrat- und des Eiweiss-Komplexes, unter Berücksichtigung des Zustandes der Kolloide, sowie der Viskosität des oberflächlichen Zellensaftes, gestattet es, zu der Schlussfolgerung zu kommen, dass beim Verwelken der Zuckerrübe eine Verdichtung des Zuckers bis zum kolloidalen Zustand stattfindet. Es ist möglich, dass ein Teil des Zuckers nicht umkehrbaren Veränderungen sich aussetzt, sich herauskristallisiert und als Quelle für die Bildung der xeromorphen Struktur erscheint die infolge einer zeitweiligen ungenügenden Wasserversorgung entsteht. Bei einer Rückkehr der Pflanze in günstige Wasserversorgungsverhältnisse, schwellen seine Kolloide zuerst an und lösen sich dann zum Teil auf; dann erreicht ihr Gehalt, sowie der Zuckergehalt, das Niveau, welches Pflanzen, die sich stets bei optimaler Bodenfeuchtigkeit entwickelt haben, aufweisen. Die Dynamik der hydrophylen Kolloide erscheint als einer der wichtigsten Faktoren der Widerstandsfähigkeit der Zuckerrübe gegen die Dürre.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Т. Т. ДЕМИДЕНКО и В. П. ПОПОВ

СРОКИ ПОСТУПЛЕНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ЯРОВУЮ ПШЕНИЦУ В СВЯЗИ С ПОДКОРМКОЙ

Вегетационными опытами в водных и почвенных культурах изучены сроки поступления питательных веществ в яровую пшеницу в целях физиологического обоснования «подкормки».

Внесение удобрений в период вегетации дает больший эффект, чем внесение такого же количества удобрений при закладке опыта (посеве).

Питательные вещества, необходимые для яровой пшеницы: 1) фосфор — до момента колошения; 2) калий — до цветения; 3) потребность в азоте проявляется вплоть до молочной спелости.

Отсюда намечается порядок внесения питательных веществ для достижения наибольшей эффективности подкормки: фосфор — калий — азот.

Растения в процессе роста предпочитают поглощать и использовать для синтетических целей более продуктивно питательные вещества из разбавленных растворов, нежели из концентрированных. В разбавленных растворах питательные соли находятся в диссоциированном состоянии, а следовательно, и отличаются большой подвижностью, благодаря ослабленному взаимодействию электростатических сил между катионами и анионами.

Таким образом присутствие в разбавленном виде корневого волоска дает ему возможность легче поглощать или вылавливать те электролиты, в которых он нуждается в данный момент.

Если раствор имеет слабую концентрацию солей, то растения, попеременно питаясь то катионами, то анионами, могут поглощать их в таком количестве и в таком соотношении, в каком они испытывают потребность в данный момент.

При высоких концентрациях в малопитательных смесях электролиты обычно находятся в малодиссоциированном состоянии, а потому в растение будут поступать те из них, которые преобладают в растворе, находясь в непосредственной близости с корневой мембраной.

В случае избыточного поступления солей в корневой волосок они загружают проводящую систему растения электролитами, пре-

обладающими во внешней среде, препятствуя поступлению других физиологически необходимых элементов и передвижению их с точки потребления. При питании растений зольными веществами из разбавленных растворов они меньше поглощают их на единицу сухого вещества, чем из концентрированных растворов с высоким осмотическим давлением.

В естественных условиях, когда влажность почвы под растениями значительно меняется не только в течение длительного срока, но даже в течение одного дня, высокие дозы внесенных удобрений могут создавать повышенное осмотическое давление почвенного раствора, которые в ряде случаев вызывают выгорание посевов, особенно при условии обильного накопления в почве минерального азота.

Отсюда возникает производственная необходимость периодического внесения удобрений под растения, с тем, чтобы они не действовали на корневую систему отрицательно своей повышенной концентрацией (в случае понижения влажности почвы), а давались растениям в разбавленном виде, благодаря чему растения могли бы легче вылавливать потребные им электролиты из почвенного раствора с пониженным осмотическим давлением.

Каждое растение проявляет свои индивидуальные требования к питательным веществам, поглощая одни значительно, а другие в ничтожно малых количествах, причем, как правило, одни элементы растения поглощают не равномерно, а «вспышками», а другие последовательно и равномерно в течение своей вегетативной жизни.

В основе этой особенности лежит специфичность протоплазмы растительного организма.

Протоплазму можно рассматривать как систему, в которой на первом месте стоят органические коллоиды — белки, фосфатиды, стерины, а на втором углеводы и вода.

Для синтеза основных веществ протоплазмы растения должны поглощать из внешней среды электролиты, которые оказывают свое специфическое влияние на состав и состояние протоплазмы.

Избыточное или недостаточное поступление в растение того или иного элемента безусловно отрицательно отражается на жизнедеятельности протоплазмы и на растительном организме в целом.

В основной своей массе протоплазма состоит из белковых компонентов, образующихся в растении из ассимилятов и питательных веществ.

Составные части белка, синтезируемые растением, отличаются друг от друга, повидимому, своими физико-химическими свойствами.

Исследования De Vato [1] над белковыми растворами коллоидов показали, что они состоят от 80 до 90% из цвиттерионов, благодаря чему, несмотря на содержание воды в белковой системе, в ней

происходит не только гидролитическая, но и десмолитическая диссоциация белковой молекулы. При переходе белка в цвиттерионное состояние, благодаря десмолитической диссоциации, разъединенные строения стремятся перейти в прежнее положение. В процессе цвиттерионизации, при наличии в системе пластических веществ, происходит образование новых компонентов белка, и чем сильнее выражена десмолитическая ассоциация, тем энергичнее происходит рост растительного организма. Когда цвиттерион находится в коллоидной системе, то он может захватывать в систему другие, более простые цвиттерионы, увеличивая белковую массу и создавая подобные ему структуры; но цвиттерионы могут также покидать систему белок-процесс, давая начало белку совсем иной структуры.

Эти два процесса при росте совершаются непрерывно в растительном организме, имея свои максимумы и минимумы, не прекращая общения с окружающей средой, откуда поступает материал, участвующий в синтетических реакциях.

В синтезе белка и ряда новых его компонентов принимают участие питательные вещества, поглощаемые растениями из внешнего раствора.

В отношении поступления и потребления электролитов должна существовать в каждом растении своя последовательность и закономерность в том, чтобы они не тормозили общий ход реакции, а способствовали правильному движению и чередованию их.

Белковая система (процесс) обладает стадийностью; последнее понятие предполагает, что белок каждого растительного организма обладает различным строением, различным структурным оформлением и различными функциями, а также указывает на то, что белок у одного и того же организма в зависимости от возрастного состояния проявляет существенные изменения в своем строении и своих биодинамических проявлениях ([43]).

Так как растение на различных стадиях своего развития проявляет неодинаковую потребность в питательных веществах, в зависимости от стадийности его протоплазмы (последняя всецело зависит от состояния белков-система-процесс-стадия), то накопление белковых компонентов в связи с цвиттерионизацией различного качественного состава может происходить с неодинаковой скоростью, а тем более неодинаковым поступлением питательных веществ в растения.

Подобно тому как в развитии растения существует известная стадийность, во время которой в зависимости от природы растительного организма в его протоплазме происходят глубокие биохимические процессы, способствующие образованию новых веществ другого физико-химического свойства, с тем, чтобы после накопления их до определенного потенциала дать начало новому веществу,

новой стадии растения,— в поглощении питательных веществ должна существовать своя физиологическая стадийность, при которой корневая система, в зависимости от внутренних преобразований пластических веществ, поглощает питательные вещества одни равномерно в течение периода вегетации, а другие с резкими подъемами и падениями ([2, 43]).

Отсюда при изучении корневого питания растений необходимо им давать электролиты тогда, когда в растительном организме возникает значительная потребность в них, стараясь отыскать условия, при которых питательные вещества использовались бы растениями наиболее продуктивно, синтезируя максимальное количество сухого вещества за счет поглощенных элементов.

В литературе имеется большое количество исследований по вопросам о поступлении питательных веществ в растения, но, к сожалению, до сих пор почти не известны оптимальные сроки, а равно и количества питательных веществ, при которых растения давали бы наивысший урожай, раскрывая все свои внутренние потенциальные возможности. Зная эти два момента (сроки и дозы), можно было бы добиться получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур, давая им в нужные сроки и в потребных количествах питательные вещества.

В связи с задачей увеличения урожаев зерновых культур, с внедрением механизации в полеводство технических культур и введения поливных земель под зерновые культуры при ирригации Заволжья, в земледельческих районах Союза вопрос о корневом питании культурных растений снова становится в центре внимания у агрохимиков и физиологов, так как от разрешения его в значительной мере зависит повышение урожайности.

Не касаясь громадной литературы о поступлении всех физиологически необходимых для питания растения солей ([2, 41]), затронем только главные из них (азотные, фосфатные и калийные), поскольку в производственных условиях на многих почвах культурные растения испытывают недостаток в первую очередь именно в них.

Мы проводили опыты с рядом растений. Остановимся вкратце на результатах, наиболее полно охваченных, а именно на корневом питании яровой пшеницы.

Данные по поступлению зольных элементов для злаковых культур можно свести к следующим положениям ([2, 43]):

1. В ходе поступления фосфора и калия имеется два максимума: один для калия во время кущения, а для фосфора перед кущением, второй для фосфора и калия во время колошения; после этих периодов темп поступления для фосфора и калия сильно ослабляется и во время образования репродуктивных органов вовсе прекращается.

2. Растение очень продуктивно использует фосфор, внесенный

в молодом возрасте; в более старые стадии использование его сильно ослабляется.

3. При избыточном поглощении растением фосфорной кислоты в молодом возрасте и накоплении значительных ее запасов в вегетативных органах злаковые культуры способны использовать фосфор в последующие фазы роста, передвигая его из резервных точек в место потребления.

4. Многие растения жадно поглощают в молодом возрасте легко растворимую фосфорную кислоту, а с наступлением цветения они способны извлекать ее из трудно доступных фосфатов.

5. Растение усиленно поглощает азот до момента цветения, откладывая его в вегетативных органах, а после сформирования репродуктивных частей происходит усиленное передвижение азота из периферии в органы плодоношения.

6. Азот, внесенный во время цветения, повышает урожай зерна и его качество, а внесенный в молодые стадии роста форсирует развитие вегетативных органов, мало отражаясь на качестве зерна.

7. При достаточном поступлении в растения азота, фосфора и калия в молодом возрасте (в водных культурах) и при перенесении их затем на растворы, лишенные какого-нибудь из названных питательных элементов, они могут быть доведены до полного созревания, причем растения, снятые с фосфатного довольствия в молодом возрасте (через 35 дней после посева), дают урожай не только не ниже контрольных, но даже выше их.

Приведем здесь результаты наших опытов по изучению корневого питания для яровой пшеницы, поскольку эта культура у нас в Союзе в настоящее время приобретает широкое распространение и большой экономический удельный вес.

Опыты с пшеницей проводились в почвенных и водных культурах. Внесение минеральных удобрений с целью подкормки яровой пшеницы нами изучалось в почвенных культурах в трех вариантах: 1) обычное перед посевом, 2) по всходам и 3) во время кущения.

При этом вносилась полная доза удобрений по 0.15 г действующего начала на 1 кг почвы (сосуды на 6 кг) и, кроме того, для сравнения была взята половинная доза при закладке и во время кущения.

Более позднее внесение удобрений мы не сочли возможным поставить для изучения, так как технически такое внесение, особенно в производственных условиях, сравнительно затруднительно.

Опыт проводился по пятерной схеме на мощном черноземе Воронежской областной опытной станции. Азот вносился в форме $(NH_4)_2SO_4$, калий вводился в виде KCl, фосфор в виде $Ca(H_2PO_4)_2$. Питательные вещества растения получали в форме химически чистых солей, которые вносились в растворах в установленные сроки. Повторность

в опытах всюду четырехкратная. Пшеница была убрана во время полной зрелости. В течение лета в дополнительно поставленных сосудах брались вегетативные пробы растений для изучения поступления питательных веществ в растения по периодам роста.

Результаты опыта представлены в табл. 1.

Таблица 1

Подкормка яровой пшеницы

Схема	Урожай			
	общей массы		зерна	
	г	%	г	%
Контроль	23.0	100	10.0	100
I. Полная норма при закладке опыта				
P	25.5	110.8	12.5	125
N	30.0	130.4	13.0	130
PN	37.0	160.8	13.6	136
PNK	40.0	173.9	18.0	180
II. Полная норма по всходам				
P	27	117.4	14.0	140
N	33	143.4	16.0	160
PN	35	152.1	18.0	180
PNK	47	204.3	25.0	250
III. Полная норма во время кущения				
P	27.0	117.4	10.5	105
N	29.7	129.1	12.0	120
PN	34.5	150.0	12.0	120
PNK	35.0	152.1	13.0	130
IV. Половина нормы при закладке опыта				
P	24.5	106.5	10.5	105
N	29.4	127.8	12.5	125
PN	35.0	152.1	12.6	126
PNK	37.4	162.6	16.0	160
V. Половина нормы во время кущения				
P	23.0	100.0	9.0	90
N	28.0	121.7	11.5	115
PN	33.0	143.4	13.0	130
PNK	33.0	143.4	13.5	135

Рассматривая полученные данные, можно отметить следующее.

1. Самый высший урожайный эффект по зерну и соломе дали растения по полному удобрению благодаря тому, что они имели в своем распоряжении достаточное количество питательных веществ, поступающих довольно равномерно в растительный организм. На втором месте по урожайности следуют растения, получившие только

азот + фосфор; довольно близкие результаты получены по азоту и фосфору в отдельности. В контрольных сосудах получился высокий урожай зерна и соломы благодаря тому, что почва под опыт была взята из-под парового поля, удобренного навозом.

2. Обращает на себя внимание довольно высокая урожайность общей массы и урожай зерна пшеницы при внесении удобрений по всходам. Так, если контроль дает 10 г зерна, то во второй серии по фосфору мы имеем 14 г, а по полному удобрению 25 г, или 250% от контроля.

Если учесть тот факт, что полная норма NPK, внесенная при посеве, повышает урожай только на 80% от контрольных сосудов, то польза такого приема, как позднее внесение удобрений (внесенная подкормка по всходам), при котором получается более повышенный урожай зерна, становится несомненна. Отметим здесь, что в условиях опыта этот прием проявляет эффективность больше на зерне и меньше на соломе.

3. Сравнивая эффективность отдельных элементов NPK, можно увидеть, что растения на мощном черноземе в условиях вегетационного опыта испытывают недостаток в первую очередь в азоте, причем при более позднем внесении азота (по всходам) прибавка получается довольно высокая. Совместное внесение азота и фосфора по всходам дает прибавку в 80% на зерне, в то время как обычно внесение (при закладке) только 30%.

4. Внесение удобрений в более поздний срок — в период кущения, хотя и оказывает положительное влияние на величину урожая пшеницы, однако по сравнению с удобрением по всходам эффективность становится меньше. Объяснение этому явлению можно дать то, что растение больше всего нуждается в питательных веществах в молодом возрасте, когда идет формирование растительного организма и больше всего необходим материал для синтеза пластического вещества и когда растение стремится максимально использовать запасы электролитов почвы.

5. Переход к новой фазе развития — кущению, хотя и дает эффект от внесения всех трех компонентов (NPK), а общая прибавка урожая зерна получается на 30% больше по сравнению с контролем, но при внесении тех же питательных веществ по всходам прибавка зерна достигает +150% (NPK).

6. Половинная доза удобрений при закладке опытов дала на 20% меньший эффект по зерну, чем полная, а будучи внесена во время кущения, показывает сравнительно небольшой эффект (в пределах +30%, +35% от контроля). Таким образом для яровой пшеницы необходимо вносить полную дозу питательных веществ, как дающую наибольший эффект, причем важно, чтобы они вносились, когда растения окрепнут и потребность в питательных веществах

ощущают наибольшую, что, повидимому, находится в прямой связи с потребностью растений в определенный период своей жизни в тех или иных питательных веществах, при этом, очевидно, нельзя предполагать, что в одну и ту же фазу развития эта потребность во всех основных элементах NPK будет одинакова.

Для выяснения этого вопроса необходимо было поставить специальный опыт, где можно было бы установить более тесное взаимодействие между внесенными питательными веществами и корневой системой растения. Чтобы избежать влияния дополнительных факторов, например реакции внесенных питательных веществ с почвенным поглощающим комплексом, были проведены опыты в водных культурах.

Для полноты изучения опыт проводился в двух вариантах:

1. Растения выращивались на полной питательной смеси Кнопа и по достижении определенного возраста снимались с раствора и оставлялись до уборки урожая на растворах без изучаемого элемента.

2. Растения получали нормальную питательную смесь, но без того элемента, действие которого изучалось, и по достижении определенной фазы развития они переносились на полную питательную смесь, где и оставались до момента уборки. Как в том, так и в другом случае уборка и учет урожая проведены одновременно. Урожайные данные приведены в табл. 2 и 3.

Таблица 2

Урожай яровой пшеницы в связи со сроками поступления питательных веществ. Водные культуры 1935 г. Сорт — эритроспермум 0841

№ по пор.	Когда снято с питания (фаза)	Питательные вещества											
		Фосфор				Калий				Азот			
		зерно		общий урожай		зерно		общий урожай		зерно		общий урожай	
		г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%
1	Кущение	1.1	23.9	8.1	21.3	1.3	28.2	9.2	24.2	1.3	28.2	9.2	24.2
2	Стеблевание . .	1.9	43.4	22.8	60.2	2.3	50.0	22.0	57.8	1.9	41.5	13.0	34.2
3	Выход в трубку .	2.9	63.4	26.8	70.7	2.4	53.4	26.3	69.2	2.1	45.6	17.6	46.3
4	Колошение . . .	4.7	103.7	41.6	109.6	4.2	91.3	35.2	92.6	3.5	76.0	22.9	60.2
5	Цветение	4.8	104.7	41.2	108.5	5.1	112.6	46.7	122.8	4.3	93.4	34.6	91.0
6	Формирование и налив зерна . .	4.7	103.7	40.9	107.8	4.8	106.5	42.9	112.8	4.8	104.3	37.9	99.7
7	Молочная спелость	5.0	110.8	39.4	103.8	4.7	103.7	40.2	105.7	5.8	126.0	44.4	116.8
8	Восковая »	4.9	106.5	38.8	102.2	4.8	106.5	20.2	105.7	5.8	126.0	42.6	112.4
9	Полная спелость (контроль) . . .	4.6	100.0	38.0	100.0	4.6	100.0	38.0	100.0	4.6	100.0	38.0	100.0

Рассмотрим результаты табл. 2 и 3.

Из приведенных данных видно потребление NPK растениями в течение периода вегетации; яровая пшеница в первую очередь

Таблица 3

Урожай яровой пшеницы в зависимости от времени внесения питательных веществ

Когда снято с питания (фаза)	Питательные вещества											
	Калий				Фосфор				Азот			
	зерно		общий урожай		зерно		общий урожай		зерно		общий урожай	
	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%	г	%
Кущение	6.0	107.1	35.1	105.4	5.3	94.6	33.2	99.6	5.4	96.4	31.1	93.3
Стеблевание	5.6	100.0	32.5	97.5	4.3	76.7	26.9	80.7	4.4	78.5	27.5	82.5
Выход в трубку	5.4	96.4	30.0	90.0	4.0	71.4	23.7	71.1	3.7	66.0	23.9	71.7
Колошение	4.6	82.1	21.1	63.3	3.3	58.9	16.1	48.3	3.4	60.7	21.6	64.8
Цветение	3.9	69.6	17.5	52.5	2.3	41.0	13.7	41.1	3.3	58.9	20.7	62.1
Полная спелость (контроль)	5.6	100.0	33.3	100.0	5.6	100.0	33.3	100.0	5.6	100.0	33.3	100.0

запасается фосфором, потом калием и, наконец, в последнюю очередь азотом. Примерно половину калия она поглощает во время стеблевания, если об этом можно судить по общему урожаю соломы С наступлением полного выхода в трубку урожайность пшеницы достигает 69.2% от контроля.

С переходом в стадию колошения урожай пшеницы по калию равен 92.6%, причем, повидимому, количество этого элемента (калия) растения получают примерно одинаковое как для зерна, так и для соломы. С наступлением цветения пшеница окончательно накачивает свой организм калием; снятие растений с калийного довольствия в этот период роста не только не понижает урожай зерна и соломы, а, наоборот, в этом случае получается самый высокий урожай.

При снятии растения (на полной питательной смеси) с калийного довольствия после цветения наблюдается незначительное понижение урожая пшеницы как по зерну, так и по соломе.

Таким образом яровая пшеница, выращиваемая в водных культурах на полной питательной смеси и снимаемая с калийного питания по стадиям роста, показывает, что она окончательно запасается этим элементом во время цветения.

В случае перенесения растений на растворы без фосфорной кислоты в разные стадии развития можно видеть следующее: поступление фосфора опережает скорость поступления калия, причем урожай во время стеблевания пшеницы составляет 60.2% от контроля.

В следующую фазу, во время выхода в трубку, урожай достигает 70.7% от нормальных растений, а во время полного колошения они окончательно, повидимому, запасаются этим элементом, используя его более продуктивно, так как дальнейшее пребывание на полной смеси не дает прибавки урожая зерна и соломы. Правда, в полевых условиях, особенно на черноземных почвах, где фосфорная кислота

склонна ретроградироваться под влиянием кальция, скорость насыщения растения фосфором может быть несколько отдалена на более поздний срок, но в водных культурах сила адсорбции P_2O_5 корнями пшеницы довольно высокая.

Что же касается азота, то темпы поглощения его растениями несколько слабее, чем для калия и фосфора.

Снятие с азотного питания во время стеблевания дает урожай пшеницы только 34.2% от контроля; с наступлением выхода в трубку урожай пшеницы равен 46.3% от контрольных культур, а во время колошения 60.2%, к моменту цветения урожай достигает 91% и, наконец, во время формирования зерна темпы растут, достигая во время молочной спелости окончательного максимума. В последующие фазы развития пребывание растения на полной смеси с азотом уже не дает прибавки зерна и соломы.

В заключение по вопросу о сроках поступления главнейших питательных веществ в пшеницу можно резюмировать так: яровая пшеница, выращиваемая в водных культурах на смеси Кнопа, запасается в первую очередь фосфором, потом калием и, наконец, азотом, причем в калии она нуждается до цветения, в фосфоре до полного колошения и в азоте до молочной спелости. Дальнейшее пребывание пшеницы на полной смеси после указанных фаз развития не только не повышало, но даже снижало урожай зерна и соломы.

Корневая система всех опытных растений в несколько меньших масштабах воспроизводит картину общего развития, что отмечалось нами при анализе урожайных данных.

Во втором варианте опыта изучалось влияние времени внесения питательных веществ. Фазы развития взяты те же, что и в первом опыте.

Результаты урожайных данных представлены в табл. 3.

В этом опыте в качестве контроля служили растения, находящиеся на полной питательной смеси в течение всего периода вегетации. По мере развития их и перехода из одной фазы в другую растения, не получавшие одного из изучаемых элементов, в соответствующую фазу роста получали его дополнительно или, иначе говоря, переносились на полную питательную смесь, на которой оставались до конца вегетации.

Для всех трех элементов получается одна общая картина, а именно: чем раньше они даются растениям, тем более энергично они реагируют на это внесение и дают повышенный урожай.

Следовательно, использование внесенных питательных веществ, начиная с молодых стадий развития, уменьшается по мере старения растения, причем при перенесении пшеницы в момент кущения на полную смесь урожай соломы и зерна получается довольно близкий к контролю.

Эти данные нас интересуют главным образом с другой стороны: когда же лучше всего вносить питательные соли и когда они используются наиболее продуктивно?

С этой целью гораздо лучше сравнивать и сопоставлять данные не только с контролем, но и в первую очередь друг с другом, и выяснить, таким образом, насколько то или иное запоздание с внесением питательных солей отражается на величине урожая.

Не приводя всех расчетов, так как их легко получить из табл. 3, возьмем для сравнения два наиболее крайних срока: внесение удобрения в период кущения и в период цветения, и попытаемся выяснить, насколько же отражается последнее внесение удобрения на урожае и каков его результат.

Таблица 4

Потери в урожае при внесении питательных веществ в период цветения по сравнению с внесением во время кущения (яровая пшеница — водные культуры — 1935 г.)

Наименование	При внесении фосфора		При внесении калия		При внесении азота	
	г	%	г	%	г	%
Солома	14.3	61.2	12.7	53.8	6.3	26.9
Зерно	3.0	53.6	2.1	37.5	2.1	37.5
Общий урожай	19.5	58.5	17.6	52.9	10.4	31.2

Из табл. 4 видно, что отсутствие фосфора вплоть до цветения дало на соломе снижение урожайности на 61.2%, на зерне на 53.6% и на общем урожае всего растения это отразилось снижением его на 58.5%.

Точно так же резко сказывается падение урожая зерна и соломы при несвоевременной даче растениям калия и азота. Из этой таблицы виден и тот порядок внесения питательных веществ, который дает нам возможность избежать этого снижения урожая и, следовательно, получить такой по величине урожай, какой мы имеем в контроле, т. е. при нормальном выращивании растения на полной питательной смеси. Этот порядок внесения питательных веществ по их срокам состоит в следующем:

1. Для урожая соломы необходимо вносить прежде всего фосфор, затем калий и потом азот.

2. Для зерна — фосфор, а остальные, т. е. калий и азот, вносить одновременно.

3. Для общего урожая прежде всего фосфор, а затем калий и азот.

Таким образом, если брать последний показатель — урожай, то в данном варианте наблюдается та же тенденция, что и в первом варианте, т. е. что для нормального развития яровая пшеница прежде всего запасается фосфором, потом калием и в последнюю очередь азотом (разумеется, если они имеются в достаточном количестве в питательном растворе).

После уборки урожая растения анализировались на содержание NPK в соломе и зерне, причем здесь для краткости приведем только результаты по растительной массе, срезанной во время полного кущения в сосудах с почвенными культурами, и по зерну при полной спелости его.

Результаты анализа представлены в табл. 5 и 6.

Таблица 5

Содержание азота и фосфора в соломе яровой пшеницы во время кущения

Схема	Удобрения внесены при закладке опыта						Удобрения внесены по всходам		
	полная норма			половина нормы			полная норма		
	K_2O в %	азот в %	P_2O_5 в %	K_2O в %	азот в %	P_2O_5 в %	K_2O в %	азот в %	P_2O_5 в %
Контроль	2.3154	3.8720	0.9761	2.3045	3.4239	0.9780	2.3049	3.1565	1.0254
P	2.4182	3.5062	1.6930	2.3736	3.4930	1.3325	2.3842	3.4930	1.2672
N	2.1835	5.3801	0.8579	2.1093	4.2528	1.1527	2.1546	4.3501	1.1035
PN	2.0343	4.7860	1.3850	1.8346	4.1782	1.2939	1.9370	4.2735	1.2717
PNK	2.5321	4.6739	1.6573	2.3472	4.5902	1.5410	2.4638	4.6377	1.3137

Таблица 6

Состав зерна яровой пшеницы в зависимости от доз и сроков внесения удобрений

Схема	Удобрения внесены при закладке опыта						Удобрения внесены по всходам		
	полная норма			половина нормы			полная норма		
	K_2O в %	азот в %	P_2O_5 в %	K_2O в %	азот в %	P_2O_5 в %	K_2O в %	азот в %	P_2O_5 в %
Контроль	0.5742	2.4136	0.4437	0.5635	2.3437	0.4287	0.5648	2.3845	0.4396
P	0.5134	2.4187	0.5548	0.4936	2.3564	0.5318	0.5035	2.3896	0.5418
N	0.4637	2.7537	0.4135	0.4437	2.6345	0.4026	0.4537	2.6548	0.4036
PN	0.4839	2.5349	0.4427	0.4532	2.4318	0.4385	0.4632	2.4538	0.4239
PNK	0.4944	2.6438	0.4378	0.4637	2.5364	0.4139	0.4835	2.6344	0.4211

Наблюдая за ходом поступления NPK у пшеницы во время кущения, можно видеть следующее:

1. При внесении полной дозы питательных веществ NPK, при начале (закладке) опыта в растения к моменту кущения поступает в абсолютном и относительном выражении значительное количество электролитов.

2. При внесднии их в половинной дозе при набивке сосудов растение поглощает меньшее количество питательных элементов, чем при полной дозе, благодаря тому, что в своем распоряжении оно, повидимому, имеет меньшие запасы зольных веществ.

3. При поверхностном внесении полной дозы удобрения по всходам к моменту кущения пшеница в основном поглощает питательных веществ больше, чем при половинной дозе, и меньше, чем при полной. Такое различие в составе поглощенных растением питательных веществ объясняется тем, что при полной дозе они были распределены равномерно во всем корне, обитающем в горизонте; при половинной — возможно, электролиты несколько медленнее поступали благодаря меньшей концентрации их в почвенном растворе; при поверхностном же внесении, благодаря поливке сверху, они, повидимому, вмывались в почву, образуя там около корешков очаги, вследствие чего и поступали в растения в значительном количестве.

4. В составе зерна наблюдается также весьма интересная картина, а именно: в сосудах с половинной дозой количества азота в зерне почти во всех комбинациях ниже, чем в полной дозе, внесенной различно — при набивке и по всходам.

5. Растения, получившие азот по всходам, накопляют его больше, чем в сосудах с половинной дозой, и несколько меньше, чем растения с полной дозой при набивке.

6. Содержание фосфора и калия дает примерно такую же картину, как и для азота в сосудах с полной дозой при набивке и по всходам: зерно пшеницы накопляет за период формирования больше всего калия и фосфора в сосудах с полным удобрением, внесенным при набивке, на втором месте следуют растения, получившие удобрения по всходам, и на последнем месте растения, получившие половинную дозу удобрений при набивке сосудов.

В заключение по поступлению питательных элементов в растения можно указать на одно интересное явление. Если снимать растения с полной смеси и ставить их на физиологические неполноценные растворы, то они поглощают различное количество питательных веществ на единицу сухого вещества, запасаясь и перебрасывая их из резервных точек в места усиленного потребления нужных веществ, если в них возникает необходимость в точках роста. Наряду с этим наблюдается и другое характерное явление, а именно: чем дольше растение находится в полной смеси, тем больше оно поглощает питательных веществ на единицу растительной и репродуктивной массы.

В конечном результате необходимо стремиться в производственных условиях создавать такую концентрацию питательных солей в почве, при которых растения в молодом возрасте получали бы большое количество зольных элементов и использовали бы их наиболее продуктивно, когда синтетическая работа зеленого листа достигает максимума, а к моменту старения темп поступления электролитов сводится к минимуму.

Выводы

На основании проведенного изучения поступления питательных веществ в яровую пшеницу в целях подкормки приходим к заключению:

1. Для яровой пшеницы минеральные удобрения необходимо вносить в полной дозе, как дающей наибольший эффект. При этом важно, чтобы питательные вещества были внесены не только в момент посева, но и несколько позже — по всходам, когда растения окрепнут и потребность в питательных веществах ощущают большую. Внесение удобрений по всходам дает на яровой пшенице наивысший эффект.

2. Калий необходим для яровой пшеницы вплоть до момента цветения; при внесении его в эту стадию роста растение использует К наиболее продуктивно.

3. Яровая пшеница запасается фосфором к моменту полного колошения.

4. Потребность в азоте проявляется вплоть до момента молочной спелости.

5. Корневая система в меньших масштабах воспроизводит картину общего развития растения.

6. Непосредственная подкормка яровой пшеницы отдельными питательными элементами в водных культурах дала подтверждающие друг друга результаты, выявив для общего урожая растений следующий порядок во времени внесения и поступления питательных веществ для яровой пшеницы: фосфор — калий — азот.

7. Чем дольше яровая пшеница остается на полном питательном растворе, тем больше она поглощает NPK на продукцию единицы сухого вещества. Яровая пшеница больше всего поглощала питательных веществ при внесении в сосуды полной дозы удобрений при набивке, потом при внесении по всходам и, наконец, при внесении половинной дозы при набивке в сосуды.

Воронежская областная растениеводственная опытная станция.
Отдел физиологии.

ЛИТЕРАТУРА

[1] De Vato, Chemico Italiano, 1933.
[2] Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1935.
[3] Сабинин Д. А. и Колотова С. С., Реакции среды, как фактор минерального питания растений, Пермь, 1927.
[4] Качиони-Вальтер С. С., Физиология растений, Труды ВИУАА, вып. 8, 1935.
[5] Adorjan I., J. f. Landw., 50, 193—230, 1902.
[6] Remy Th., J. f. Landw., 44, 31—103, 1896.
[7] Wilfarth H., Romer H., Wimmer G., Landw. Vers., 63, 1—70, 1906.
[8] Jones W. I. and Huston H. A., Ind. Agr. Exp. - Sta. Bull., 175, 599—630, 1914.
[9] Burd J. S., J. of Agr. Res., 6, 18, 2, 51—72, 1919.
[10] Чижов Б. А., Накопление сухого вещества, зольных и азотистых веществ у культурных растений, Журн. оп. агр. юго-востока, 1927.
[11] Авдонин Н. С., Химизация соц. земледелия, № 9—10, 1932.
[12] Туева О. Ф., Дневник бот. съезда, 1928.
[13] Wagner, ZS. f. Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde, Bd. 25, H. 26, 1932.
[14] Смирнов А. И., Труды Гос. инст. табаковед., вып. 46.
[15] Попова М. И., Физиология растений, Труды ВИУАА, вып. 8, 1935.
[16] Davidson J. and Le Clerc J. A., J. Amer. Soc. Agr., 9, 145, 1917.
[17] Davidson J. and Le Clerc J. A., J. of Agr. Res., 23, 55, 1923.
[18] Gericke W. F., The Botanical Gazette, Bd. XXX, 1925.
[19] Martelbomer F., Illustr. Landw. Zeit., p. 308, 1910.
[20] Gericke W. F., Science, 60, 1924.
[21] Brenchlly W. E., Ann. Bot., 43, 1929.
[22] Туева О. Ф., О влиянии временного фосфор-голодания на развитие ячменя в водных культурах, Изв. Биол. н.-иссл. ин-та при Пермском гос. ун-те, 1928.
[23] Karpinsky A., ZS. Land. Rez. Olst., 1, 387, 1898.
[24] Pfeiffer, Rippel, J. f. Landw., 69, 137, 1921.
[25] Liebscher G., J. f. Landw., 35, 335, 1887.
[26] Anderson and Schwanback, Can. Agr. Exp. Sta. Bull., 1929.
[27] Rippel, Bioch. ZS., 187, 273, 1927.
[28] Wagner P., Stickstoffdüngung, 126, 1892.
[29] Pember, Agr. Exp. Sta. Rhode Island Bull., 191, 1897.
[30] Домонтович М. К., Исследование о фосфорном питании культурных растений НИУ, вып. № 52, 1928.
[31] Будрин П. В., Наше хозяйство, 29, 1900.
[32] Herke A., Biederm. Centralbl., 53, 417.
[33] Чернецкий А., Химизация соц. земледелия, № 4, 1935.
[34] Bierei, Düngung der Zuckerrübe.
[35] Отрыганьев и Баланда, Труды Гос. инст. табаковед., 1928.
[36] Якушкин И. В., Руководство по применению удобрений под сахарную свеклу, 1933.
[37] Рождественский Б. Н., Химизация соц. земледелия, № 2, 1932.
[38] Журбицкий З. И., Влияние сроков внесения азотных удобрений на урожай и качество свеклы, Сектор химизации ЦИНС'а, 1935.
[39] Brown, Owen, Omel, Tobay, Agr. Exp. Sta., 1930.
[40] Naftel, James A., J. Amer. Soc. Agron., 1931.
[41] Stahl and Shive, Soil Sc., v. 35, 374—398, 1933.
[42] Stahl and Shive, Soil Sc., v. 35, 469—485, 1933.
[43] Любарская Л. С. и Шлыкова С. И., Химизация соц. земледелия, № 4—5, 1934.
[44] Садиков В. С., Курс биологической химии, 1933.
[45] Гохарь-Хармандарьян Г. И., Свекловичное полеводство, № 4, 1936.

T. T. DEMIDENKO and V. P. POPOV. PERIODS WHEN NUTRIMENT COMES INTO SPRING WHEAT IN CONNECTION WITH ADDITIONAL FEEDING

SUMMARY

While in the process of growing, the plants prefer to absorb the nutriment for synthetic purposes not from concentrated solutions but from diluted ones, and utilize the same with a maximum effect.

In natural conditions, when soil moisture under the plants is subjected to considerable changes not only within a lengthy period but even inside one day, the high doses of introduced fertilizers may create an increased osmotic pressure of soil solution, which in a number of cases results in the burning down of the sowing, particularly in the event of an abundant accumulation of mineral nitrogen in the soil.

Hence arises the industrial necessity to introduce the fertilizers under the plant periodically, so that they should not have a negative effect on the root system by their increased concentration (in the event of the decreased moisture content in the soil), but should reach the plants in a diluted state.

There are a great number of investigations on the question of nutriment coming in into the plants. However, unfortunately the optimal time as well as the quantity of nutriment which make the plants yield the maximum crop by opening all their inner potential possibilities, hitherto remained almost unknown.

With the knowledge of these two moments (the time and the dose), it would have been possible to achieve very large crops of cereals, by giving them nutriment in necessary quantities at the required time.

Insofar as spring wheat is at present becoming very popular in our Union, and is gaining great economical importance, the authors carried out some experiments in the investigation of its root nutrition.

They summarize as follows the question concerning the periods when the nutriment comes in into the wheat: the spring wheat grown in water crops on Knopp mixture gets hold first and foremost of phosphorus, next of potassium, and finally of nitrogen. It requires potassium before eflorescence, phosphorus — before the full formation of ears, and nitrogen before ripeness. All further run of wheat on full mixture after the above mentioned development phases not only failed to increase the crop of seeds and straw, but even decreased the same.

There is one general picture for all the three elements, viz, the earlier they are given to the plant, the more vigorous is the latter's reaction and the larger is the crop.

For normal development the spring wheat gets hold first and foremost of phosphorus, then of potassium and in the last turn of nitrogen.

The following conclusion can be made on the basis of the accomplished investigation as to the coming in of nutriment into the spring wheat for the purpose of additional feeding.

For spring wheat the mineral fertilizers should be introduced in a full doze, as giving the maximum effect. At the same time it is important that the nutriment should be introduced not only at the moment of sowing, but also a little later, after sprouting, when the plants have gained in strength and feel the maximum necessity for nutriment. The introduction of fertilizers on sprouting gives the maximum effect for spring wheat. Spring wheat requires potassium up to the very moment of eflorescence; being introduced at this stage of plant's growth the latter utilizes the same with the maximum effect. Spring wheat lays the stock of phosphorus by the time of full formation of ears. The need for nitrogen is manifested up to the moment of ripeness.

The root system represents on a smaller scale the picture of the general development of the plant.

The direct feeding of spring wheat by separate nutritious elements in water crops gave results which confirm each other, having disclosed the following order for the general harvest of plants as regards the time of introduction and coming in of nutriments for spring wheat: phosphorus, potassium, nitrogen.

The longer the spring wheat remains on full nutritious solution, the more NPK it absorbs for the production of a unit of dry substance The maximum of nutriment was absorbed by spring wheat when a full dose of fertilizers was introduced into the vessels, when packing, then when the nutriment was introduced on sprouting, and finally when a half dose was introduced while packed in the vessels.

Experimental Station.
Voronej.

Оглавление

стр.

БИОЛОГИЯ

Б. С. Матвеев. Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза 3

БИОФИЗИКА

М. П. Воларович. Исследование влияния гидростатического давления на сокращение мышцы лягушки 43

ГЕНЕТИКА

Г. Г. Меллер. Необходимость физики для изучения основных проблем генетики 57

П. А. Шварц. Цитогенетическое исследование картофеля 59

С. Я. Краевой. Влияние ультракоротких волн на растения . . . 69

А. Р. Жебрак. Изменчивость кроссинговера в х-хромосоме *Drosophila melanogaster* в зависимости от возраста родителей . 83

А. Р. Жебрак. Изменчивость кроссинговера во 2-й хромосоме *Drosophila melanogaster* в зависимости от возраста родителей 103

ЗООЛОГИЯ

Д. А. Кисловский. Проблема овладения процессом эволюции домашних животных 121

С. К. Клумов. Сайка и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики 175

А. И. Куренцов. Южные элементы чешуекрылых Уссурийской тайги 196

С. К. Клумов. Новые формы белухи 199

А. В. Лукин. Биологический анализ уловов осетра в среднем течении Волги 211

МИКРОБИОЛОГИЯ

А. А. Имшенецкий и Е. С. Назарова. О действии ультракоротких волн на грибы, разрушающие древесину 221

Sommaire

Pag.

BIOLOGIE

B. S. Matveiev. The Problem of the Correlation Between Ontogenesis and Phylogenesis 39

BIOPHYSIQUE

M. P. Volarovich. The Effect of Hydrostatic Pression on the Contraction of Frog's Muscle . . 49

GENETICS

H. J. Muller. The Need of Physics in the Attack on the Fundamental Problems of Genetics 51

P. A. Schwarz. Zytogenetische Untersuchung der Kartoffel 66

S. J. Krajevoj. The Effect of Ultrashort Waves on Plants 80

A. R. Jebrak. Variations of the Crossing-Over in the x-chromosome (*Drosophila melanogaster*) Depending Upon the Parents' Age 99

A. R. Jebrak. Variations of the Crossing-Over in the Second Chromosome (*Drosophila melanogaster*) Depending Upon the Parents' Age 117

ZOOLOGIE

D. A. Kislovsky. The Problem of Guiding the Process of Evolution in our Domestic Animals 171

S. K. Klumov. Morue polaire (*Boreogadus saida*) et son importance pour certains procè vitaux de l'Arctique 187

A. J. Kurentzov. Die «Südliche» Elemente in der Lepidopterenfauna der Taiga des Ussurigebiets 189

S. K. Klumov. A New Form of Belukha (*Delphinapterus Freimani*) 208

A. W. Lukin. Biologische Analyse der Störenfänge im mittleren Wolgalauf 220

MICROBIOLOGIE

A. A. Imšenetzki and E. S. Nazarova. The Effects of Ultra-Short Waves on Wood Destroying Fungi (*Merulius lacrymans* Schum and *Foria vaporaria* Pers) 229

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

В. И. Громов. О находке *Elephas primigenius* в межморенных отложениях 231

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

С. В. Кравков. Влияние слуховых раздражений на световую и цветовую чувствительность глаза 237

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Р. А. Баринова. Динамика углеводноколлоидного комплекса, как фактор засухоустойчивости сахарной свеклы 255

Т. Т. Демиденко и В. И. Попов. Сроки поступления питательных веществ в яровую пшеницу в связи с подкормкой . 271

PALEONTOLOGIE

W. J. Gromov. On Discovery of Remains *Elephas primigenius* in Mindel—Riess Age 235

PHYSIOLOGIE ANIMALE

S. W. Kravkov. Influence des excitations auditives sur la sensibilité lumineuse et chromatique de la vision périphérique 253

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

R. A. Barinova. Die Dynamik des kohlenhydrat-kolloidalen Komplexes, als Faktor für die Widerstandsfähigkeit der Zuckerrübe gegen die Dürre 269

T. T. Demidenko and V. P. Popov. Periods When Nutriment Comes Into Spring Wheat in Connection with Additional Feeding . 286